Pr 260 A [Ex. 2]

ISSN 0181-0642

BULLETIN du MUSÉUM NATIONAL d'HISTOIRE NATURELLE

PUBLICATION TRIMESTRIELLE

SECTION C

sciences de la terre

paléontologie

géologie

minéralogie

4e SERIE T. 8 1986 N° 2

Avril-Juin 1986

BIBLIOTHÈQUE MUSÉUM PARIS

BULLETIN

du

MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

57, rue Cuvier, 75005 Paris

Directeur : Professeur E. R. Brygoo

Section C : SCIENCES DE LA TERRE

Directeur : L. Ginsburg.
Rédactrice : P. Dupérier.
Comité scientifique : J. Aubouin (Paris), R. G. C. Bathurst (Liverpool), W. H. Berger (La Jolla), Y. Coppens (Paris), B. Cox (Londres), D. S. Cronan (Londres), J. Fabriès (Paris), H. de Lumley (Paris), W. R. Riedel (La Jolla).

Un Comité de rédaction examine tous les manuscrits reçus et nomme des rapporteurs.

Fondé en 1895, le *Bulletin du Muséum d'Histoire naturelle* est devenu à partir de 1907 : *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*. Des travaux originaux relatifs aux diverses disciplines scientifiques représentées au Muséum y sont publiés. Il s'agit essentiellement d'études de Systématique portant sur les collections conservées dans ses laboratoires, mais la revue est également ouverte, depuis 1970 surtout, à des articles portant sur d'autres aspects de la Science : biologie, écologie, etc.

La *1re série* (années 1895 à 1928) comprend un tome par an (t. 1 à 34), divisé chacun en fascicules regroupant divers articles.

La *2e série* (années 1929 à 1970) a la même présentation : un tome (t. 1 à 42), six fascicules par an.

La *3e série* (années 1971 à 1978) est également bimestrielle. Le *Bulletin* est alors divisé en cinq Sections et les articles paraissent par fascicules séparés (sauf pour l'année 1978 où ils ont été regroupés par fascicules bimestriels). Durant ces années chaque fascicule est numéroté à la suite (nos 1 à 522), ainsi qu'à l'intérieur de chaque Section, soit : Zoologie, nos 1 à 356 ; Sciences de la Terre, nos 1 à 70 ; Botanique, nos 1 à 35 ; Écologie générale, nos 1 à 42 ; Sciences physico-chimiques, nos 1 à 19.

La *4e série* débute avec l'année 1979. Le *Bulletin* est divisé en trois Sections : A : Zoologie, biologie et écologie animales ; B : Botanique, biologie et écologie végétales, phytochimie (fusionnée à partir de 1981 avec la revue *Adansonia*) ; C : Sciences de la Terre, paléontologie, géologie, minéralogie. La revue est trimestrielle ; les articles sont regroupés en quatre numéros par an pour chacune des Sections ; un tome annuel réunit les trois Sections.

S'adresser :

— pour les **échanges**, à la Bibliothèque centrale du Muséum national d'Histoire naturelle, 38, rue Geoffroy Saint-Hilaire, 75005 Paris, tél. 43-31-71-24 ; 43-31-95-60.
— pour les **abonnements et achats au numéro**, au Service de vente des Publications du Muséum, 38, rue Geoffroy Saint-Hilaire, 75005 Paris, tél. 43-31-71-24 ; 43-31-95-60. C.C.P. Paris 9062-62.
— pour tout ce qui concerne la **rédaction**, au Secrétariat du Bulletin, 57, rue Cuvier, 75005 Paris, tél. 45-87-19-17.

Abonnements pour l'année 1986 (Prix h.t.)

Abonnement général : 1320 F.
Section A : Zoologie, biologie et écologie animales : 820 F.
Section B : Botanique, *Adansonia* : 380 F.
Section C : Sciences de la Terre, paléontologie, géologie, minéralogie : 260 F

Numéro d'inscription à la Commission paritaire des publications et agences de presse : 1405 AD

BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
4e série, 8, 1986, section C (Sciences de la Terre, Paléontologie, Géologie, Minéralogie), n° 2

SOMMAIRE — *CONTENTS*

« BIOCŒNOSES ET TAPHOCŒNOSES »

Journées d'Étude de l'Association paléontologique française
(Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, 7 et 8 mai 1984)

J.-C. GALL. — Autochtonie et allochtonie des associations fossiles..... 151

Autochthonous and allochthonous fossil assemblages.

C. GAILLARD. — Traces fossiles et relations biocœnose-taphocœnose..... 157

Fossil traces and biocenose-taphocenose relations.

M.-T. VÉNEC-PEYRÉ et Y. LE CALVEZ. — Foraminifères benthiques et phénomènes de transfert : importance des études comparatives de la biocénose et de la thanatocénose..... 171

Benthic Foraminifera and transfer phenomena : the importance of comparative studies on biocenosis and thanatocenosis.

P. CUGNY. — Analyse des données multidimensionnelles et discrimination entre fossiles allochtones et autochtones. Exemples dans divers paléoenvironnements du Crétacé inférieur de la péninsule Ibérique et d'Afrique du Nord..... 185

Multidimensional data analysis and discrimination beetween allochthonous and autochthonous fossils.

F. P. BIGEY. — Les Bryozoaires dans les communautés benthiques actuelles et fossiles. 195

Bryozoans in recent and fossil benthic communities.

C. CHAIX, P. MOISSETTE et J.-P. SAINT MARTIN. — Réflexions sur les biocénoses et paléobiocénoses en milieu récifal (Messinien d'Algérie)..... 219

Considerations on the biocenoses and palaeobiocenoses in reefal environment (Messinian of Algeria).

BIBL. DU MUSEUM PARIS

Pour désigner ces deux termes d'une évolution, un vocabulaire varié a été utilisé.

Le point de départ, la « biocœnose », ne pose pas de difficulté particulière quant à sa définition. Encore appelée « communauté fossile » (Craig, 1953), elle correspond à l'acception du terme par les écologistes : « ensemble de populations diverses entremêlées réagissant de façon identique aux mêmes facteurs écologiques » (Babin et Glemarec, 1971).

Le point d'arrivée, l'association d'organismes fossiles, reçut, au contraire, des dénominations fort différentes. Wasmund (1926) parle de « thanatocœnose » (Todengesellschaft), c'est-à-dire association d'êtres morts. Quenstedt (1927) critique ce terme et propose le mot « taphocœnose », ce qui signifie association d'êtres enfouis. En effet, après leur mort, les restes d'organismes peuvent subir des transports et des remaniements avant d'aboutir sur le lieu de leur dépôt définitif. Efremov (1940) reprend le même terme et le distingue de l' « oryctocœnose », assemblage de fossiles provenant d'un même affleurement. Craig (1953) parle de « fossil assemblage » qu'il oppose à « fossil community ». Plus récemment, Babin et Glemarec (1971) proposent le mot « symmigie » pour désigner les accumulations post-mortem d'êtres vivants.

Aujourd'hui les mots « biocœnose » et « taphocœnose » sont couramment utilisées par les paléontologues.

Mais au-delà de la terminologie, le problème demeure : face à une association de fossiles, comment distinguer leur milieu de vie, leur lieu d'enfouissement et, éventuellement, l'endroit de leur mort ?

La réponse est apportée par l'étude des fossiles, ainsi que par l'examen de la roche encaissante.

L'approche du problème relève de la paléoécologie.

BIOCŒNOSES

Le cas idéal, rarement réalisé, est celui où le géologue se trouve confronté à une communauté brutalement figée par la mort et enfouie sur place. L'effet de surprise qui est à l'origine d'un tel événement peut résulter de causes diverses.

a — *L'assèchement d'une collection d'eau*

L'assèchement d'une nappe d'eau provoque une mortalité massive de la faune aquatique. Les formations continentales en fournissent de nombreux exemples. Il en est ainsi des peuplements des flaques d'eau saumâtre du Grès à *Voltzia* (Buntsandstein) des Vosges. A la surface d'un même feuillet sédimentaire voisinent différents stades de développement de la même espèce (limules, crustacés). Des organismes aussi fragiles que les méduses ont pu être fossilisés.

Dans le Stubensandstein (Keuper) des environs de Stuttgart, des dizaines d'*Aetosaurus* ont été piégés dans une flaque d'eau d'un réseau fluviatile. Cet instantané géologique évoque la photographie saisissante, publiée en 1954 par H. et G. Termier, montrant des hippopotames agglutinés dans une cuvette résiduelle d'un lac africain en voie d'assèchement.

b — *L'accroissement subit de la turbidité des eaux*

L'irruption d'eaux turbides dans un environnement aquatique conduit à l'asphyxie du benthos sessile qui ne peut échapper à un accroissement brutal des apports détritiques. Les appareils de filtration des suspensivores sont obstrués. Le taux de sédimentation élevé enfouit les organismes en position de vie. Telle est l'origine de nombreux pavages de coquilles de mollusques. La surface des bancs est occupée par les lamellibranches fixés (huîtres jurassiques sur substrat induré ; *Hoernesia* du Muschelkalk sur substrat meuble). Dans les gisements carbonifères, un tel processus a conduit à la fossilisation sur place de troncs disposés verticalement par rapport à la stratification (*Calamites* du Stéphanien de Montceau-les-Mines décrits par J. Langiaux, 1984).

c — *Une éruption volcanique*

Les éruptions volcaniques peuvent provoquer la mort des êtres vivants par des émanations de gaz toxiques et leur ensevelissement sous les cendres. Un exemple historique est la destruction par le Vésuve des villes de Pompéi et d'Herculanum en l'an 79 de notre ère.

Cet exemple a son équivalent dans le gisement Pontien de Höwenegg dans le sud de l'Allemagne où des éruptions volcaniques provoquèrent une mortalité massive parmi la faune de mammifères vivant à proximité d'un lac (*Hipparion*, Rhinocéros...).

Bien d'autres événements peuvent encore être à l'origine de mortalités massives, en particulier les variations brutales du chimisme de la nappe aquatique (salinité, oxygénation, émission de toxines...).

En résumé, mis à part les édifices construits du type récifs, les paléobiocœnoses résultent généralement d'événements brefs prenant l'allure de catastrophes, qui provoquent à la fois la mort des organismes et leur enfouissement. Les restes fossiles sont intacts, les squelettes sont complets car aucun déplacement post-mortem n'est intervenu. Faunes et flores sont autochtones. Les associations d'organismes reflètent assez fidèlement les biocœnoses originelles : il y a coïncidence entre milieu de vie et lieu d'enfouissement. Cependant, bien que l'événement sédimentaire favorise la fossilisation d'un nombre restreint de générations, l'intégralité des éléments de la faune et de la flore n'est jamais transmise (les organismes au corps mou sont rarement conservés), rendant hasardeuse toute tentative de reconstitution de chaîne trophique.

ACCUMULATIONS DE FOSSILES

La plupart des gisements fossilifères connus par la quantité des organismes récoltés sont issus d'une concentration des coquilles ou des squelettes à la suite d'un transport plus ou moins prolongé. Les exemples classiques sont ceux des faluns du Tertiaire et des bonebeds de l'ère secondaire.

Par rapport aux biocœnoses originelles, les altérations sont multiples :

— disparition des organismes fragiles : au cours du transport, les êtres de petite taille ou à squelettes fragiles sont désagrégés ;

— tri des parties dures : lors d'un déplacement, les coquilles et les os se comportent comme des particules détritiques ; ils seront classés par taille et par densité, phénomène aisément mis en évidence sur les courbes de fréquence ;

— mélange des faunes et des flores : sur les lieux d'accumulation peuvent converger des restes d'organismes ayant vécu dans des biotopes différents ou éloignés les uns des autres ; de plus, les dépôts sédimentaires sont l'objet de remaniements fréquents qui mélangent des vestiges de peuplements d'âges différents (bonebeds à coprolithes préfossilisés ; calcaires à crinoïdes avec entroques usés lors d'un transport antérieur).

Le géologue dispose de toute une panoplie d'observations qui lui permet de reconnaître les accumulations de fossiles :

— l'orientation des parties dures sous l'action des courants ;

— l'état d'usure des coquilles et des squelettes ; cette observation doit être utilisée avec prudence car on sait que des coquilles de nautiles peuvent parcourir 1 000 km sans usure notable (Tintant, 1982) ;

— la concentration par sélection de certaines parties squelettiques.

Mais les arguments décisifs proviendront de l'examen de la roche encaissante. En effet, la granulométrie, la morphologie, les figures et les structures sédimentaires sont symptomatiques de l'importance du transport des particules figurées, lithoclastes et bioclastes.

Dans le cas de ces taphocœnoses strictes, la clé de l'interprétation des associations de fossiles se trouve dans l'étude des roches sédimentaires. Elle profite d'ailleurs bien plus au sédimentologue qu'elle renseigne sur les mécanismes de la sédimentation, qu'au paléontologue à qui elle livre des restes allochtones.

ALLOCHTONIE RESTREINTE

Dans certains gisements se rencontrent côte à côte des restes d'organismes enfouis sur place et des fossiles apportés d'autres biotopes.

L'intérêt paléoécologique de ces associations est loin d'être négligeable. Les informations sur les anciennes communautés sont cependant tronquées. Une fraction des organismes, correspondant à une classe granulométrique déterminée, a été éliminée par transport ; des éléments allochtones ont été introduits à partir d'autres lieux. Les calculs de diversité et de densité des peuplements s'en trouvent faussés.

La plupart des grands gisements fossilifères appartiennent à ce cas de figure.

a — *Les schistes bitumineux du Toarcien du Wurtemberg*

Dans ce gisement, cité dès la fin du XVIe siècle, certains organismes ont manifestement vécu sur le lieu de leur fossilisation. C'est le cas des ammonites et des ichthyosaures dont les stades jeunes et les formes adultes coexistent dans les mêmes horizons.

D'autres animaux ne sont représentés que par des exemplaires adultes : les crinoïdes, les poissons, la plupart des grands reptiles (plésiosaures, sténéosaures)... Ils ont été intro-

duits sur le lieu de leur enfouissement à l'état moribond ou sous forme de cadavres. Les courants responsables de leur transport ont été enregistrés dans l'orientation des fossiles. Ils devaient être épisodiques mais suffisamment importants pour pouvoir déplacer le corps des ichthyosaures. Pour expliquer le maintien sur place des particules de petite taille (argiles, coquilles de mollusques) dans de telles conditions, KAUFFMAN (1978) invoque le développement d'une matte algaire qui maintenait le fond à l'abri de l'effet érosif des courants.

b — *Les calcaires lithographiques du Portlandien de Bavière*

Dans les gisements de Solnhofen ou de Eichstätt, la faune pélagique semble avoir vécu sur place. Elle comporte des méduses, des crinoïdes planctoniques (*Saccocoma*), des poissons, des céphalopodes... Les formes benthiques (limules, crustacés) sont représentées par des individus juvéniles entraînés par des courants épisodiques à partir des récifs ou de littoraux proches. Les célèbres pistes d'agonie illustrent ce processus. Dans ce cas, milieu de vie et lieu de fossilisation ne coïncident pas. A fortiori en est-il de même pour les organismes terrestres (plantes, insectes, reptiles, oiseaux...). Pour KEUPP (1977), l'excellente conservation des fossiles est à attribuer à la prolifération périodique d'un tapis algaire dont l'existence est enregistrée dans la fine lamination des bancs calcaires.

En résumé, c'est face à de telles associations de fossiles, où coexistent des organismes autochtones et allochtones, que le géologue doit faire preuve d'une grande perspicacité afin de détecter au sein du gisement la part qui revient à chacune des deux composantes.

CONCLUSION

En dernière analyse, les concepts de biocœnose et de taphocœnose s'expriment pour le paléoécologiste en termes d'autochtonie ou d'allochtonie des fossiles. Face à une association d'organismes, il faut savoir apprécier la perte d'information intervenue avant ou après l'enfouissement définitif, ainsi que l'importance du mélange des faunes et des flores, tout en gardant présent à l'esprit que, même dans le meilleur des cas possibles, une communauté fossile ne sera qu'un pâle reflet de le biocœnose originelle.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BABIN, C., et M. GLEMAREC, 1971. — Écologie et paléoécologie des bivalves marins des sédiments meubles. *Haliotis*, **1** (2) : 105-125.

CRAIG, G. Y., 1953. — Fossil communities and assemblages. *Am. J. Sci.*, **251** : 547-548.

EFREMOV, J. A., 1940. — Taphonomy : a new branch of geology. *Pan-Am Geol.*, **74** : 81-93.

FAGERSTROM, J. A., 1964. — Fossil communities in paleoecology : their recognition and significance. *Bull. geol. Soc. Am.*, **75** : 1197-1216, 5 fig.

GALL, J. C., et J. BLOT, 1980. — Remarquables gisements fossilifères d'Europe occidentale. *Géobios*, Mém. sp., **4** : 113-175, 22 fig., 7 pl.

KAUFFMAN, E. G., 1978. — Benthic environments and paleoecology of the Posidonienschiefer (Toarcian). *Neues Jb. Geol. Paläont. Abh.*, **157** : 18-36, 3 fig.

KEUPP, H., 1977. — Ultrafazies und Genese der Solnhofener Plattenkalke (Oberer Malm, Südliche Frankenalb). *Abh. naturhist. Ges. Nürnberg*, **37** : 128 p., 18 fig., 30 pl.

LANGIAUX, J., 1984. — Flores et faunes des formations supérieures du Stéphanien de Blanzy-Montceau (Massif Central français). Stratigraphie et Paléoécologie. Thèse Univ. Strasbourg : 270 p., 347 fig., 7 pl.

QUENSTEDT, W., 1927. — Beiträge zum Kapitel Fossil und Sediment vor und bei der Einbettung. *Neues Jb. Miner. Geol. Paläont.*, Abt. B., **58** : 353-432.

TERMIER, H. et G., 1954. — Formation des continents et progression de la vie. Paris, édit. Masson : 135 p., 4 fig., 5 cartes, 20 pl.

TINTANT, H., 1982. — Autochtonie et allochtonie chez les Céphalopodes. *Mém. Géol. Univ. Dijon*, **7** : 257-271, 2 pl.

WASMUND, E., 1926. — Biocoenose und Thanatocoenose. *Arch. Hydrobiol.*, **17** : 116 p.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **8**, 1986,
section C, n° 2 : 157-169.

Traces fossiles et relations biocœnose-taphocœnose

par Christian Gaillard

Résumé. — Ce travail rassemble quelques réflexions concernant le problème du passage biocœnose-taphocœnose appliqué aux traces fossiles. Mis à part quelques cas particuliers, celles-ci présentent, par rapport aux corps fossiles, l'avantage d'être fondamentalement autochtones. La perte d'information se produit donc *in situ* uniquement lors des processus de fossilisation. Malgré cet avantage, il est démontré que des mélanges de traces fossiles issues de paléobiotopes de nature, d'âge voire de lieux différents, sont possibles. Après ces considérations générales, deux exemples, aussi dissemblables que possible et ayant fait l'objet d'une étude récente, sont analysés. Ils concernent d'une part une association de terriers d'invertébrés marins en milieu pélagique et d'autre part une piste de vertébré terrestre en milieu intertidal. L'examen de ces deux cas montre l'intérêt et les limites des renseignements que peuvent fournir les traces fossiles pour la connaissance des paléobiocœnoses.

Abstract. — This work collects some ideas on the problem of biocenose to taphocenose passage in palichnology. Trace fossils, contrary to body fossils, are fundamentally autochtonous. So, the loss of information occurs only during fossilisation processes. Nevertheless, fossil traces issued from different (either by nature or by age) paleobiotopes can be mixed in the same rock. Two recently studied examples, as different as possible, are analysed. The first example concerns an association of marine invertebrate burrows in a pelagic environment. The second concerns a terrestrial vertebrate track in an intertidal setting. Each case reveals interest and limits of the information given by trace fossils in analysing paleobiocenoses.

Mots-clés. — Traces fossiles, biocœnose, taphocœnose, terriers, pistes, remaniement, substrat.

C. Gaillard, *Université Claude-Bernard, Lyon I, Département des Sciences de la Terre et Centre de Paléontologie stratigraphique et Paléoécologie associé au CNRS (UA 11), 43, Bd du Onze-Novembre, 69622 Villeurbanne cedex, France.*

Introduction

Le problème général du passage biocœnose-taphocœnose

Le paléontologue, et plus particulièrement le paléoécologiste, a pour but d'essayer de connaître au mieux les biocœnoses des temps passés. Pour cela il dispose de vestiges biologiques qui peuvent se classer en deux grandes catégories :

— les corps fossiles qui sont les restes des organismes eux-mêmes ;

— les traces fossiles qui sont les figures laissées dans le sédiment par l'activité de ces organismes.

L'ensemble de ces fossiles, concentrés en un gisement, constitue une taphocœnose. Malheureusement, les taphocœnoses ne sont en général que de pâles images des paléobiocœnoses. En effet, les organismes qui constituent une biocœnose, une fois morts, ne restent pas forcément dans le lieu où ils ont vécu, c'est-à-dire dans leur biotope. Ils peuvent être déplacés par divers agents du milieu (courants hydrauliques ou aériens, gravité, prédateurs, etc.). De plus, au cours de ce transport, il s'effectue souvent un tri (lié à la nature, la taille, la forme, le poids...) qui a pour effet de disperser les éléments d'une même biocœnose. Enfin, les agents de transport en question peuvent rassembler en un lieu donné les éléments appartenant à plusieurs biocœnoses différentes. L'accumulation de tels organismes morts constitue une thanatocœnose.

Pour être conservés dans le sédiment jusqu'à nos jours, ces cadavres doivent être fossilisés et, là encore, beaucoup d'entre eux disparaissent car les aptitudes à la conservation des organismes varient considérablement. On voit donc que, lorsque l'on considère les organismes eux-mêmes, il existe de multiples possibilités de perte d'information entre biocœnose et thanatocœnose (problème de transport essentiellement) et entre thanatocœnose et taphocœnose (problème de conservation) (fig. 1).

Si l'on s'adresse maintenant aux traces fossiles, la perte d'information est moins importante puisque celles-ci représentent des vestiges fondamentalement autochtones (fig. 2). Un terrier ou une piste se manifestent en effet par une déformation synsédimentaire et font obligatoirement corps avec le dépôt où ils se sont formés. Encore faut-il noter que certaines

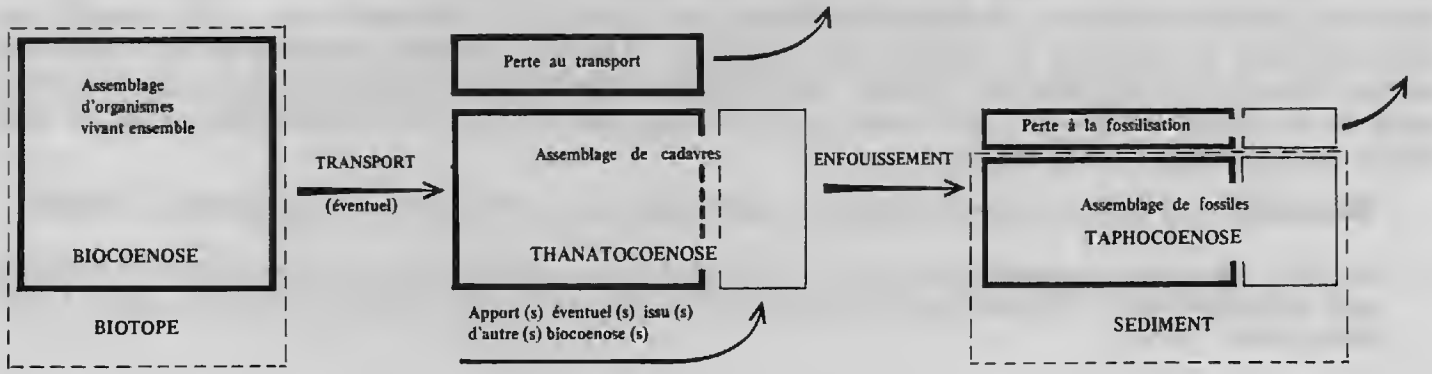


FIG. 1. — La perte d'information lors du passage biocœnose-taphocœnose.

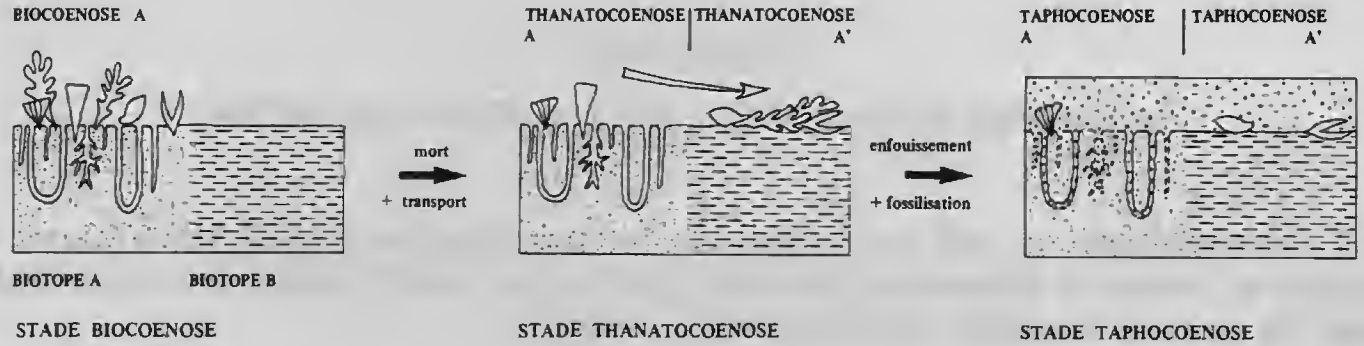


FIG. 2. — Exemple d'évolution comparée très schématique entre une association d'organismes et une association de traces biologiques lors du passage biocœnose-taphocœnose.

traces fossiles font exception et se comportent comme de véritables corps fossiles dans la mesure où elles peuvent subir un transport important. Ce sont, par exemple, les traces de reproduction (pontes) ou certaines traces liées à la nutrition (pelotes fécales, coprolithes). Ces quelques cas particuliers n'étant volontairement pas pris en compte ici, ceci nous amène à considérer comme négligeables les problèmes de transport et à admettre que la perte d'information est liée au seul problème de la fossilisation.

I. La fossilisation des traces biologiques

Ce problème difficile est en fait relativement peu abordé (voir Hallam, 1975). Il paraît important ici de faire la différence entre les traces biologiques superficielles (pistes, traces de repos, traces de pacage...) et les traces biologiques profondes (terriers, galeries de nutrition...). Les premières n'ont généralement que peu de chance d'être conservées. Elles le sont souvent à la faveur des discontinuités sédimentaires et sont alors liées à un caractère quelque peu accidentel de la sédimentation (période de non dépôt, changement dans la nature des dépôts, exhondation, etc.). De ce fait elles s'observent au contact de deux unités lithologiques distinctes (bancs lithologiquement différents ou bancs identiques séparés par un joint de stratification). On notera que ces « discontinuités » sédimentaires ont souvent un double rôle dans la mesure où non seulement elles favorisent la conservation des traces, mais encore elles ont sans doute favorisé l'implantation, ou le passage, de leurs auteurs. Au contraire, les traces profondes développées au sein même des unités lithologiques ont généralement plus de chances de se conserver. Bien sûr, tous les intermédiaires existent entre les traces superficielles et profondes (les galeries semi-superficielles sont fréquentes).

A. Martinsson (1970) a proposé une classification toponomique des traces fossiles qui répond également à des considérations taphonomiques (fig. 3). Elle donne une grande importance aux problèmes d'interface entre unités lithologiques en s'appuyant sur les relations spaciales des traces avec les bancs qui assurent au mieux leur conservation (« main casting medium »). Ces bancs sont principalement les bancs silteux mais peuvent être des

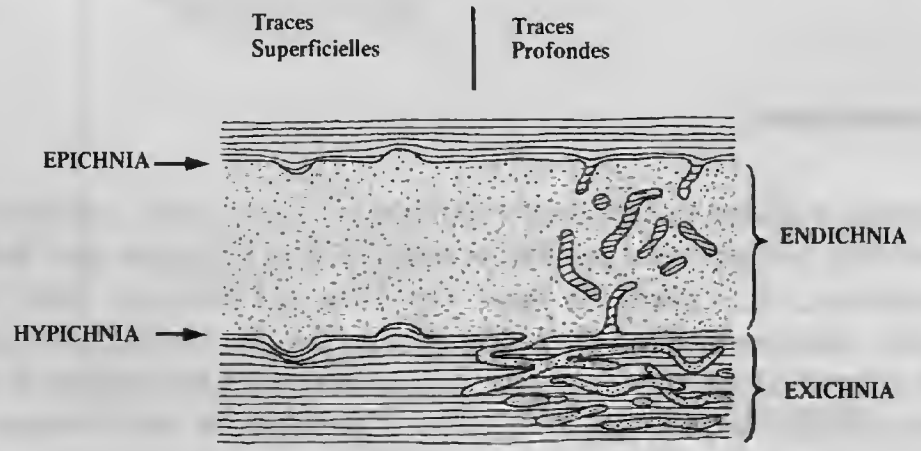


Fig. 3. — Classification toponomique des traces fossiles d'après Martinsson (1970 ; légèrement modifié).

bancs détritiques plus grossiers, des bancs calcaires, etc. Les traces superficielles sont qualifiées d'*Epichnia* si elles s'observent en surface supérieure de banc alors qu'elles sont qualifiées d'*Hypichnia* si elles s'observent en semelle de banc. Les unes aussi bien que les autres peuvent se présenter sous forme de reliefs convexes ou concaves. Les traces profondes sont qualifiées d'*Endichnia* si elles se rencontrent au sein du banc de référence et d'*Exichnia* si elles se rencontrent au sein de l'interbanc voisin.

Ce schéma semble restreindre aux phénomènes de remplissages et de moulages liés à des différences lithologiques la fossilisation des traces biologiques. En fait ces dernières, du fait même de leur origine biologique, peuvent se conserver également grâce à des phénomènes de concrétionnement (concrétions carbonatées, siliceuses, pyriteuses...) ou de coloration différentielle (halos). Ces phénomènes interviennent surtout pour certaines traces profondes (terriers d'habitation notamment) et semblent être favorisés par l'abondance localisée de matière organique (cas assez fréquent du manchon de mucus). On notera que, par ce biais, les traces biologiques présentent un certain avantage à la conservation, par rapport aux traces purement physiques.

Malgré ces diverses possibilités de conservation, il est évident qu'un bon nombre d'organismes vivant dans le sédiment n'y laissent pratiquement aucune trace, surtout s'ils sont de petite taille et si l'encaissant est homogène. L'évaluation de la perte d'information à la fossilisation reste un problème aussi difficile pour le palichnologiste que pour le paléontologue s.s.

II. Cas particuliers de mélanges de traces fossiles

Le très bref aperçu taphonomique présenté ci-dessus pourrait laisser croire que tout déplacement ou tout mélange sont impossibles vu le caractère autochtone des ichnofossiles. En fait les mélanges peuvent exister, soit par remaniement (sur place ou avec transport) soit par télescopage de plusieurs générations de traces au cours de l'évolution d'un même substrat.

1. Cas du remaniement

Les remaniements d'ichnofossiles sont relativement rares mais possibles et d'autant plus faciles que ces derniers offrent une meilleure résistance à l'érosion que leur encaissant. Ce sont donc essentiellement les traces de type *Exichnia* qui peuvent subir un remaniement. L'exemple théorique développé dans la figure 4 reprend un cas présenté par R. Goldring (1964). En faisant intervenir en plus une phase de transport (facultative) il montre comment deux lots de traces fossiles représentant des âges, des lieux et des biotopes différents peuvent se trouver intimement liés dans un même dépôt.

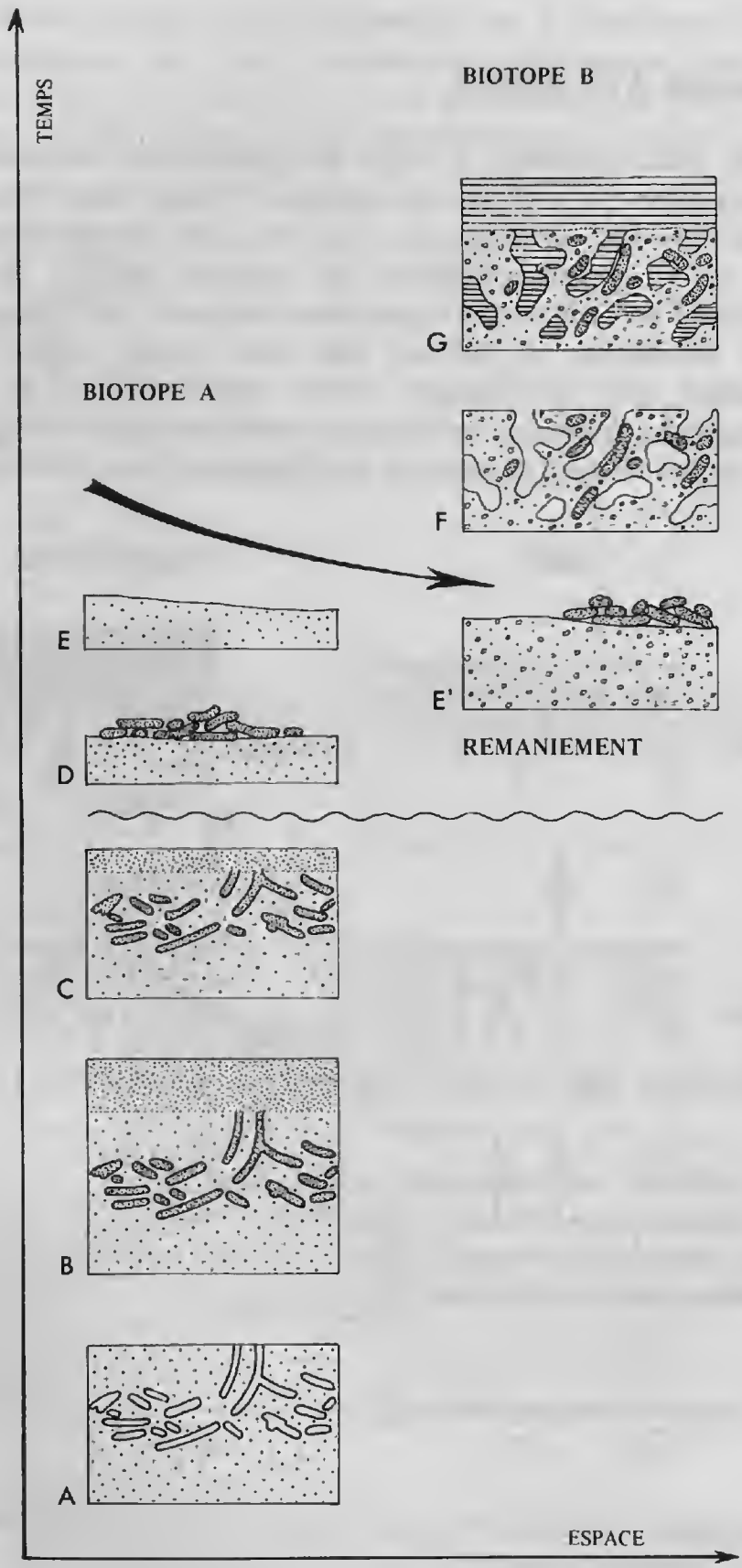


FIG. 4. — Exemple de mélange de traces fossiles par remaniement. (Les dessins de A et D sont repris de GOLDRING, 1964.)

2. Cas de l'évolution d'un substrat

Contrairement au cas précédent, il s'agit de phénomènes fréquemment observés. Par exemple, si la sédimentation est nulle ou très réduite, le fond marin peut subir une lithification progressive et, au cours de sa diagenèse, voir se succéder toute une série de biocœnoses adaptées chacune à ses propriétés physiques du moment (fig. 5). Ainsi, aux organismes fouisseurs de vase molle, succèdent des organismes creusant leur terrier dans la vase ferme puis des lithophages nécessitant un substrat dur. Les diverses traces produites sont donc associées dans la même unité lithologique. Leurs caractéristiques et les rapports géométriques qu'elles présentent permettent toutefois au palichnologiste de débrouiller la chronologie et d'identifier ce qui revient à chacune des taphocœnoses, donc à chacune des paléobiocœnoses.

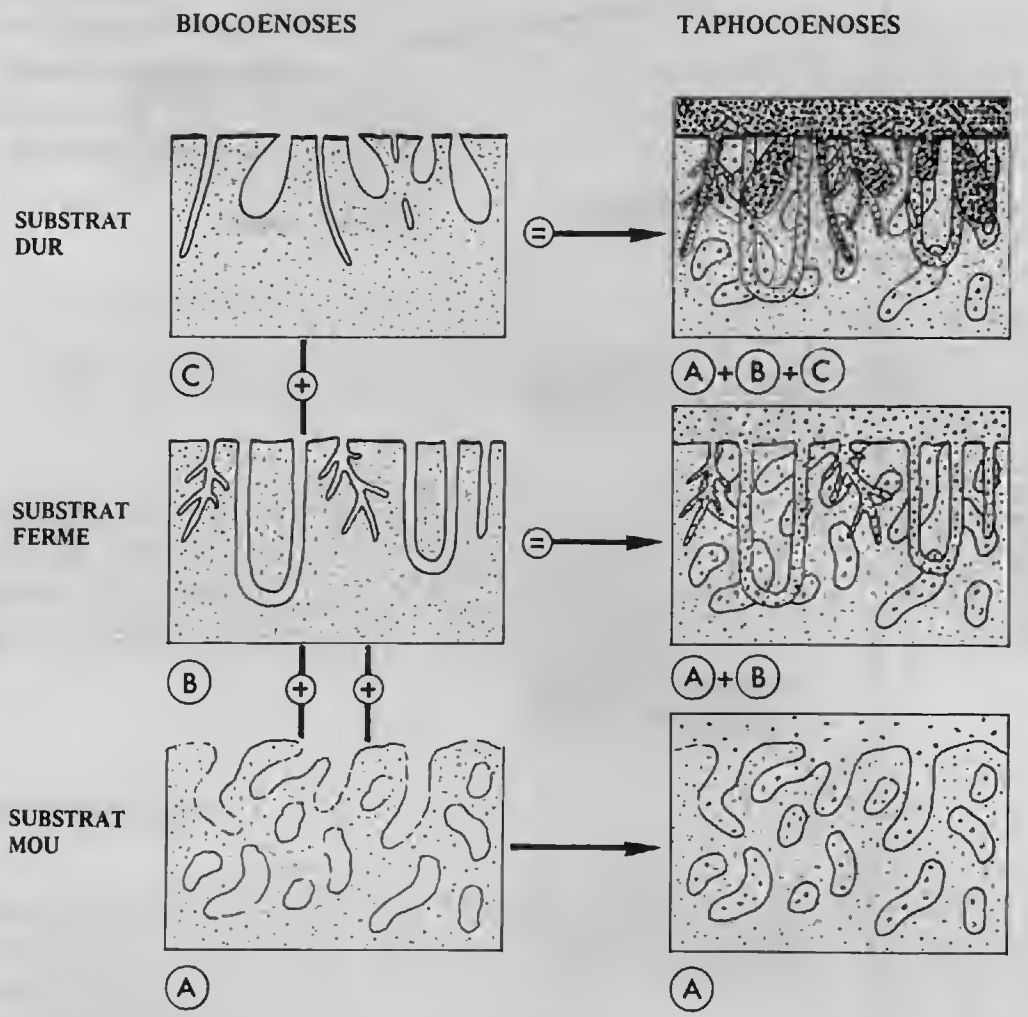


FIG. 5. — Exemples de mélanges de traces fossiles par évolution progressive du substrat.

Toujours à propos des phénomènes de surimposition de plusieurs générations de traces, il faut citer le cas assez remarquable des terriers composés (« composite burrows »). Ces traces composites se réalisent lorsque le remplissage d'un terrier abandonné est réexploité

préférentiellement par un nouveau type d'organisme qui y développe un réseau de galeries (fig. 6). Les deux générations de traces représentent évidemment deux biocœnoses différentes qui n'ont pas la même signification. Le cas des terriers de type *Thalassinoides* retravaillés par des terriers de type *Chondrites* est particulièrement fréquent.

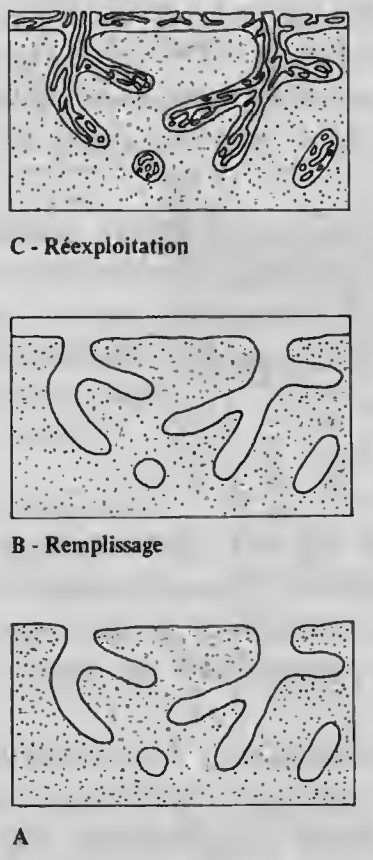


Fig. 6. — Exemple de réexploitation d'un système de galeries par une nouvelle génération de terriers.

III. Intérêt des traces fossiles pour l'étude des paléobiocœnoses

Les traces fossiles, vu leur grande variété, n'apportent pas le même genre d'indications sur les paléobiocœnoses. Pour illustrer la diversité, l'intérêt et les limites des renseignements palichnologiques, nous choisirons deux exemples, récemment étudiés, aussi différents que possible tant par les types de traces que par les paléomilieux concernés.

1. Les associations de terriers des alternances pélagiques du bassin Vocontien

a — *Les traces fossiles*

Ces observations, faites près de la localité de La Charce (Drôme), concernent une série hauterivienne déposée au cœur du bassin Vocontien. Il s'agit d'un milieu marin franc, typiquement pélagique, caractérisé par une sédimentation fine et monotone, régulièrement stratifiée, alternativement calcaire et marneuse. Ce régime alternant semble commandé essentiellement par des fluctuations d'ordre climatique.

La bioturbation qui caractérise la série hauterivienne (GAILLARD, 1984), très dense et très uniforme, affecte aussi bien les bancs calcaires que les interbancs marneux. Elle se manifeste :

— par des terriers visibles par la seule coloration différentielle du sédiment : qualifiés de « terriers auréolés », ils sont caractérisés par plusieurs halos concentriques résultant sans doute de réactions d'oxydoréduction précoces ; ces derniers sont vraisemblablement liés à la présence d'un manchon de mucus ayant favorisé une activité bactérienne locale au sein de la vase ; il s'agit de terriers tubulaires, généralement non ramifiés et orientés en tous sens avec toutefois une tendance verticale (type « *Skolithos* ») et, principalement, une tendance horizontale à faiblement inclinée (type « *Planolites* ») ; ces terriers, par leur forte densité, réalisent une bioturbation quasi totale du sédiment ;

— par des terriers beaucoup moins nombreux mais beaucoup mieux caractérisés qui recoupent les structures précédentes : ils se rapportent principalement aux ichnogenres *Chondrites* et *Zoophycos* ; on notera que les premiers se rencontrent parfois au cœur des terriers auréolés réalisant ainsi des structures composées (« composite burrows »).

b — *L'interprétation paléoécologique* (fig. 7)

L'uniformité des figures de bioturbation dans toute la série prouve la permanence d'une même biocœnose endobionte. La densité et la finesse des structures observées laissent supposer que la conservation est excellente. On peut donc considérer qu'une telle taphocœnose donne une image assez fidèle de la biocœnose qui caractérisait les fonds vocontiens durant l'Hauterivien.

Une première génération d'organismes endobiontes (Annélides ?, Sipunculiens ?, Échiuriens ?... ?), en exploitant intensément et efficacement les ressources trophiques arrivant au fond, forme le réseau de terriers auréolés. Un second groupe d'organismes, de type limivore, intervient plus tardivement dans la même tranche de sédiment. La quantité de matières nutritives disponible ayant fortement diminué, ces organismes sont moins nombreux et adoptent des stratégies diverses : soit exploiter un grand volume de sédiment (cas des *Zoophycos*), soit exploiter sélectivement les zones susceptibles d'être plus riches en matière organique comme certains terriers abandonnés (cas des *Chondrites* dans les terriers composés).

Le dispositif ainsi imaginé, fort bien adapté pour une exploitation optimale des matières nutritives parvenant sur le fond, est-il conforme à la réalité ? La comparaison avec ce que l'on peut observer dans les océans actuels ne le met pas en cause mais démontre qu'il est incomplet par manque d'information et ceci pour de simples raisons taphonomiques. A la suite principalement des travaux de W. H. BERGER, A. A. EKDALE et P. P. BRYANT (1979), on sait en effet qu'il existe classiquement une couche sédimentaire superficielle, très riche en eau, peu compactée, intensément bioturbée par de petits organismes et qualifiée, pour cette raison, de couche mixtée (« mixed layer »). Vu ses qualités physiques, cette couche, dont on estime l'épaisseur à quelques centimètres, ne laisse aucune trace visible dans le sédiment fossile. C'est ainsi une part importante du biotope, donc de la biocœnose qui lui est liée, qui est irrémédiablement vouée à la disparition.

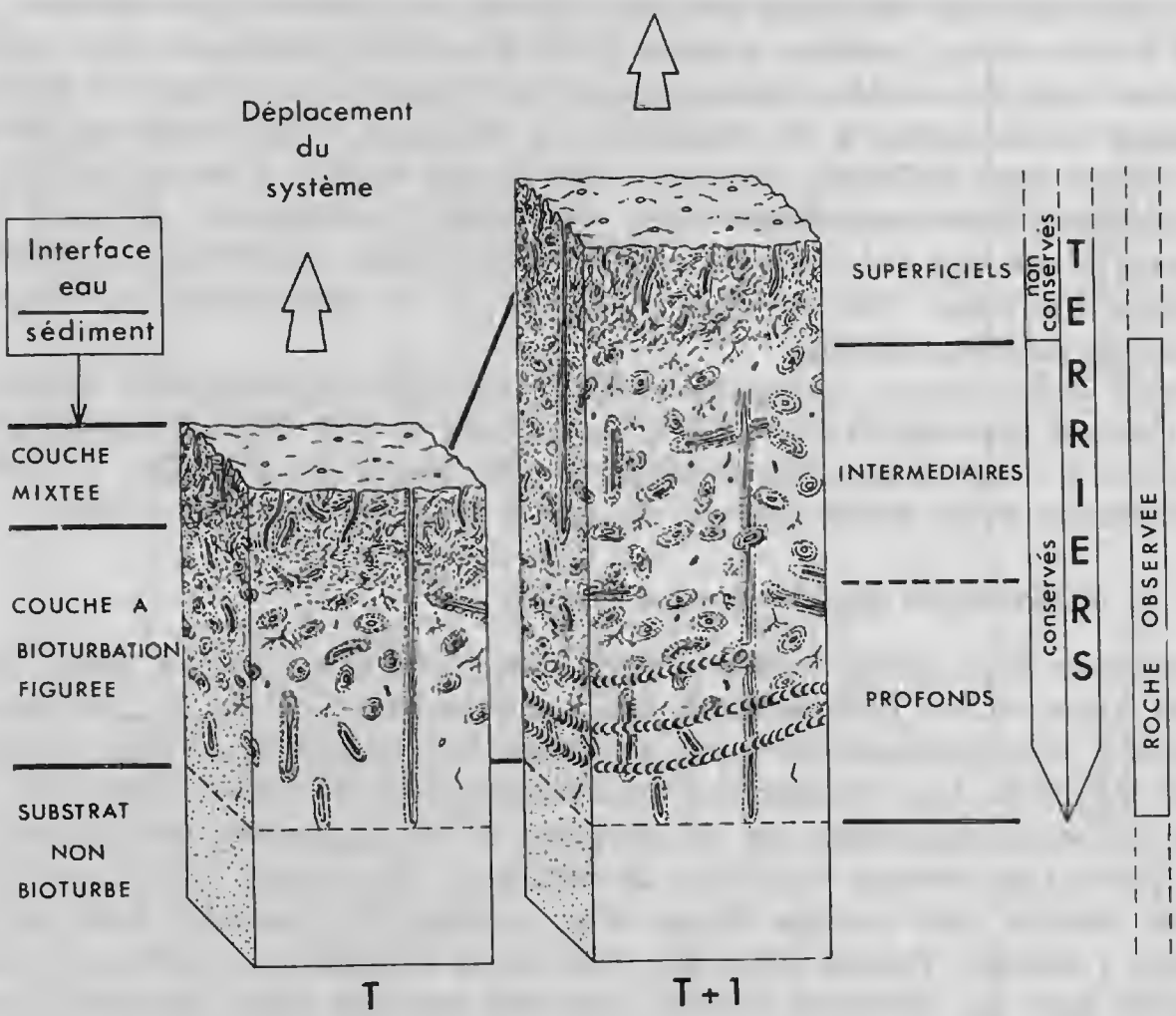


FIG. 7. — Les processus de bioturbation dans les boues pélagiques vocontiennes et les traces fossiles résultantes (extrait de GAILLARD, 1984).

c — *Conclusion*

Le cas examiné ci-dessus, malgré les réserves qui viennent d'être formulées, peut être considéré comme un exemple de taphocœnose particulièrement fidèle à la biocœnose d'origine. Ceci est dû en partie aux bonnes conditions de conservation et en partie à la nature même des traces fossiles concernées. Celles-ci correspondent en effet à la localisation exacte et à l'activité normale des organismes dans leur biotope. Elles renseignent donc très directement sur la paléobiocœnose correspondante et permettent de proposer une analyse paléoécologique. Pour ces raisons, on peut les qualifier de traces fossiles hautement significatives.

2. Les pistes de vertébrés des calcaires lithographiques de Cerin

a — *Les traces fossiles*

Les pistes en question ont toutes été observées dans le site de Cerin (Ain) à l'occasion des fouilles paléoécologiques qui y sont organisées depuis quelques années. L'encaissant est

représenté par une boue micritique très pure déposée, au Kimméridgien supérieur, dans une lagune d'environnement corallien soumise à des émersions périodiques. Elle renferme une taphocœnose riche et complexe réalisant un très bel exemple de symmigie car les fossiles qui la composent correspondent à des organismes ou des traces d'organismes qui, de toute évidence, vivaient dans différents biotopes. Une grande variété d'animaux et de végétaux marins (poissons, crustacés, échinodermes, mollusques, brachiopodes, algues...) y côtoient des animaux et des végétaux terrestres (reptiles, Benettitales, Coniférales...). Diverses traces de vertébrés constituent des éléments privilégiés de la taphocœnose car leur caractère autochtone ne peut être discuté.

La trace de locomotion correspondant à l'ichno-espèce *Chelonichnium cerinense* Demathieu et Gaillard (Bernier *et al.*, 1982) est sans doute la plus instructive pour le problème considéré ici. Il s'agit d'une piste remarquablement conservée, d'environ 7 m de long et dont l'attribution à une tortue terrestre de grande taille ne fait aucun doute.

b — *L'interprétation paléoécologique* (fig. 8)

La présence d'un animal terrestre vivant, dans un dépôt de milieu marin, est un fait inhabituel et surprenant. Elle permet de poser le problème de la signification des traces de locomotion et principalement des pistes d'animaux très mobiles et de taille importante tels les grands vertébrés. Leur formation et leur conservation dépendent, avant tout, de l'existence de conditions favorables. Or ces dernières ne se rencontrent généralement qu'à un moment précis (par exemple variations de conditions climatiques) et dans une partie très limitée du biotope (par exemple berges d'un marigot) des animaux dont on essaye de reconstituer l'écologie. Parfois même les traces ne se forment qu'à la faveur de conditions accidentelles alors que justement l'animal n'est pas dans son milieu habituel et ne présente pas un comportement normal. C'est sans doute ce qui s'est produit à propos de la tortue en question pour laquelle il paraît assez évident que l'étendue boueuse représentée par la lagune de Cerin en voie d'assèchement momentané ne devait pas être le milieu normal de vie. Il reste par ailleurs difficile de préciser le biotope précis de cette tortue et, à plus forte raison, la biocœnose dans laquelle elle s'insérait. La seule certitude concerne non seulement l'existence d'une terre émergée, mais encore sa proximité immédiate.

Si cette piste renseigne mal sur la biocœnose à laquelle appartenait son auteur, elle fournit en revanche de précieuses indications sur le biotope où elle s'est formée. Dans la symmigie où elle se trouve, elle constitue le seul élément parfaitement autochtone donc susceptible de fournir des données indiscutables. C'est ainsi que l'analyse détaillée de la piste, telle qu'elle est présentée en figure 8, montre que l'animal descendait avec difficulté une pente glissante, puis, arrivé en bas de cette pente, pataugeait dans une boue détrempée en faisant des éclaboussures. La découverte de cette piste a non seulement fourni la première preuve d'émersion dans la lagune de Cerin mais encore précisé la topographie du fond en mettant en évidence une paléopente confirmée, parallèlement, par des observations sédimentologiques.

c — *Conclusion*

On peut considérer que la piste en question s'est formée dans une partie très marginale du biotope de la tortue sinon totalement en dehors. Elle ne correspond aussi qu'à l'enregis-

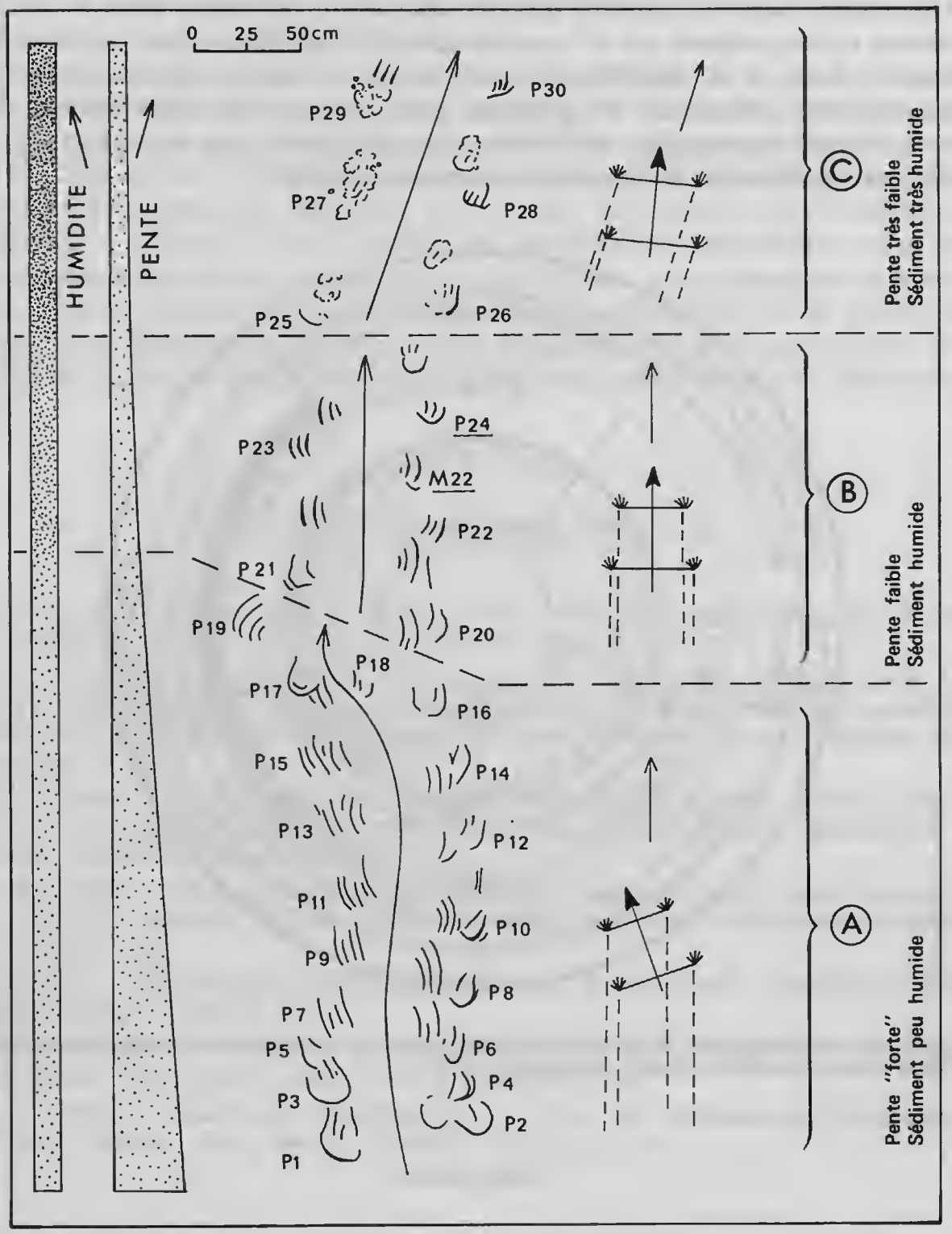


FIG. 8. — Étude interprétative d'une piste de tortue dans les calcaires lithographiques de Cerin (*Chelonichnium cerinense*) (extrait de BERNIER *et al.*, 1982). L'examen détaillé de la piste permet d'analyser avec beaucoup de détails le déplacement de l'animal. Dans un premier temps (secteur A), la tortue marche à petits pas, et de travers, comme si elle descendait avec difficulté une pente glissante. Une trace de glissade confirme ce point de vue. Arrivée sur un sol plus praticable (secteur B) vraisemblablement moins pentu, la tortue adopte une allure plus régulière (pas égaux et empreintes bien symétriques par rapport à l'axe de la piste). Mais rapidement (secteur C) le sol devenant très humide, les empreintes de pas se marquent moins nettement dans le sol boueux et la piste s'accompagne de nombreuses traces d'éclaboussures. Manifestement l'eau doit encore stagner dans les zones les plus déprimées. On apprend ainsi que le fond de la lagune n'était pas plan horizontal mais possédait une topographie pentue. Cette topographie est précisée par l'étude des figures sédimentaires associées qui nous montrent que la tortue descendait selon la ligne de plus grande pente.

trement d'une part infime de l'activité de cette tortue. La différence entre la biocœnose et la taphocœnose correspondante est ici considérable. Un trace de ce type s'oppose donc fondamentalement, quant à sa signification, aux terriers présentés précédemment qui, eux, représentent l'activité permanente d'organismes bien en place dans leur biotope. Malgré la richesse et la finesse remarquable des renseignements fournis par une telle trace, on doit admettre que sa signification biocœnotique reste plus limitée.

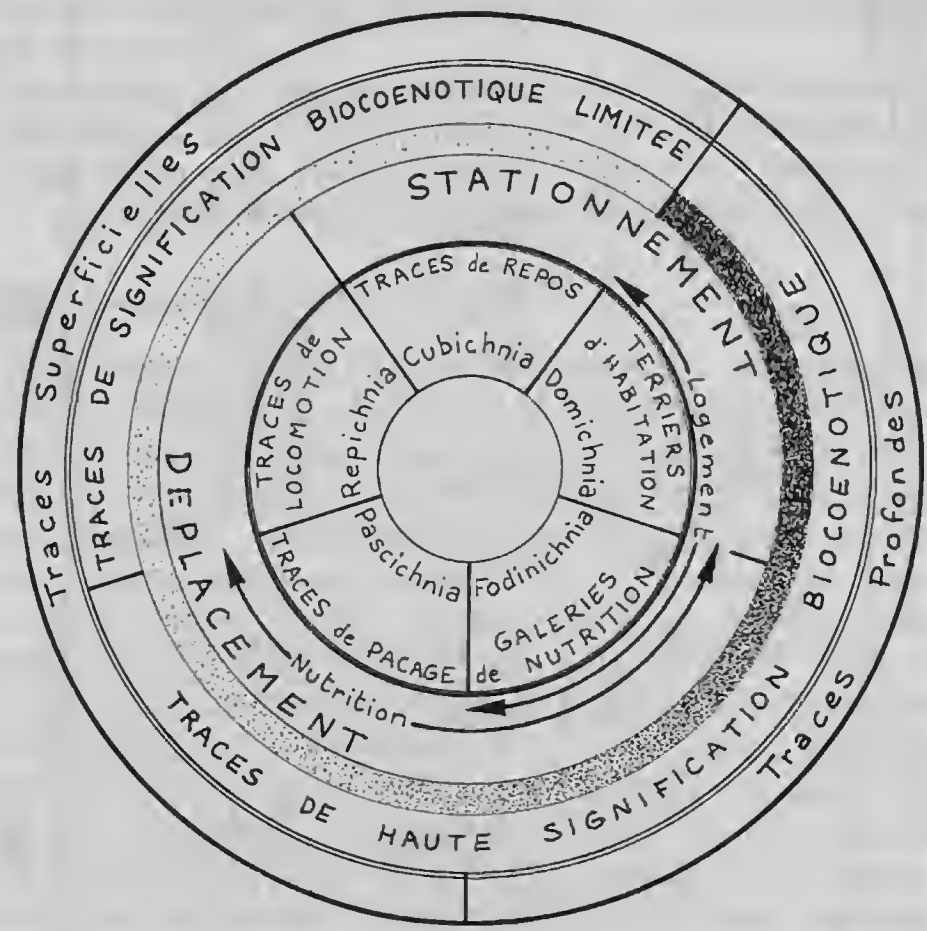


FIG. 9. — Essai de classification des différents types éthologiques de traces fossiles suivant leur degré de signification biocœnotique (complété d'après SEILACHER, 1953).

CONCLUSION

L'étude taphonomique comparée des organismes et des traces biologiques montre que ces dernières ont l'avantage, dans la plupart des cas, d'échapper totalement au transport éventuel du biotope d'origine au lieu d'enfouissement. On peut affirmer, en ce qui concerne les traces fossiles s.s. (terriers, galeries, pistes...) que la perte d'information lors du passage biocœnose-taphocœnose n'est pratiquement imputable qu'aux seuls phénomènes de fossilisation.

Si les traces fossiles se révèlent particulièrement performantes pour la connaissance des biocœnoses anciennes, les interprétations paléoécologiques nécessitent cependant une cer-

taine prudence. La présentation de deux cas très différents a permis d'illustrer les difficultés et les apports de l'analyse palichnologique.

Il apparaît ainsi (fig. 9), en ce qui concerne le problème posé, qu'il existe des traces fossiles de haute signification biocœnotique capables de fournir des indications assez complètes et directes sur les paléobiocœnoses. En simplifiant, on peut ranger dans cette catégorie l'ensemble des terriers d'habitation, galeries de nutrition et traces de pacage (*Domichnia, Fodinichnia, Pascichnia*) qui indiquent soit le lieu de séjour, soit l'activité principale des organismes. Les autres traces fossiles, de signification biocœnotique plus limitée, ne donnent que des informations partielles et indirectes bien qu'extrêmement précises et utiles par ailleurs. En se référant toujours à la classification éthologique de A. Seilacher (1953) entrent dans cette catégorie les traces de repos (*Cubichnia*) et les traces simples de locomotion (*Repichnia*) à propos desquelles les interprétations paléoécologiques doivent rester plus prudentes.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Berger, W. H., A. A. Ekdale et P. P. Bryant, 1979. — Selective preservation of burrows in deep-sea carbonates. *Mar. Geol.*, **32** (3/4) : 205-230, 15 fig., 1 tabl.

Bernier, P., G. Barale, J. P. Bourseau, É. Buffetaut, G. Demathieu, C. Gaillard et J.-C. Gall, 1982. — Trace nouvelle de locomotion de Chélonien et figures d'émersion associées dans les calcaires lithographiques de Cerin (Kimméridgien supérieur, Ain, France). *Geobios*, **15** (4) : 447-467, 5 fig., 1 tabl., 3 pl.

Gaillard, C., 1984. — Bioturbation des sédiments pélagiques du Crétacé inférieur dans le bassin Vocontien (Chaînes subalpines méridionales, France). Premier Congrès international de Paléoécologie. *Geobios*, M.S., **8** : 205-214, 6 fig., 1 pl.

Goldring, R., 1964. — Trace fossils and the sedimentary surface in shallow water marine sediments. *In* : Van Straaten edit, Deltaic and shallow marine deposits. Developments in sedimentology, **1** : 136-143, 1 fig.

Hallam, A., 1975. — Preservation of trace fossils. *In* : R. W. Frey edit., The study of trace fossils. Springer-Verlag : 55-63, 6 fig.

Martinsson, A., 1970. — Toponomy of trace fossils. *In* : T. P. Crimes et J. C. Harper edit., Trace fossils. *Geol. Journ.*, spec. issue, **3** : 323-330, 2 fig.

Seilacher, A., 1953. — Studien zur Palichnologie. I — Uber die Methoden der Palichnologie. *Neues Jb. Geol. Paläont.*, Abh., **96** (3) : 421-452, 10 fig., pl. 14.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **8**, 1986,
section C, n° 2 : 171-184.

Foraminifères benthiques et phénomènes de transfert : importance des études comparatives de la biocénose et de la thanatocénose

par Marie-Thérèse Vénec-Peyré et Yolande Le Calvez

Résumé. — Dans les études de distribution des Foraminifères benthiques, communautés vivantes et assemblages de tests vides sont souvent confondus. Nous analysons les raisons de cette confusion due à l'utilisation de méthodes erronées, puis nous montrons à travers deux exemples la nécessité de distinguer ces deux entités. Le premier exemple, pris en Polynésie française (lagon de l'île haute de Mooréa), fait apparaître que la répartition des tests vides ne se calque pas obligatoirement sur celle des individus vivants. Le second, choisi en Méditerranée (éventail sédimentaire profond du Rhône) montre comment la connaissance des exigences écologiques des espèces permet d'interpréter la composition d'une thanatocénose, et de connaître l'origine et l'ampleur des transports ayant affecté les sédiments avant leur dépôt. L'étude conjointe des biocénoses et des thanatocénoses est fondamentale pour tester la valeur des Foraminifères benthiques comme marqueurs écologiques et traceurs biologiques des phénomènes de transfert et comme indicateurs paléoécologiques.

Abstract. — Studies on the distribution of benthic Foraminifera often confuse living and dead communities. The reasons of this confusion, due to the use of erroneous methods, are examined ; then we show the importance of distinguishing these two entities through two examples. The first, taken from the lagoon of the high island of Moorea in French Polynesia, shows that the distributions of empty tests are not necessarily identical to those of living specimens. The second, taken from the Mediterranean Sea (Rhone deep sea fan), shows how knowledge on the ecological requirements of species enables us to understand the composition of thanatocenosis, to know origin and extent of transportation affecting sediments before their deposit. Studies united with biocenoses and thanatocenoses are fundamental for testing the value of Foraminifera as ecological and paleoecological indicators and biological tracers of transfer phenomena.

Mots-clés. — Foraminifères, biocénose, thanatocénose, méthodes de coloration, phénomènes de transfert, Polynésie française, Méditerranée.

M.-T. Vénec-Peyré, *Institut de Paléontologie, CNRS UA 12, Muséum national d'Histoire naturelle, 8, rue Buffon, 75005 Paris.*
Centre de l'Environnement de Mooréa, Muséum national d'Histoire naturelle et École Pratique des Hautes Études en Polynésie française, B.P. 1013 Papetoai Mooréa, Polynésie française.
Y. Le Calvez, *Institut de Paléontologie, ÉPHÉ, Muséum national d'Histoire naturelle, 8, rue Buffon, 75005 Paris.*

Dans un échantillon de sédiment actuel provenant de la surface des fonds marins, la population microfaunistique se compose d'individus vivants et de tests vides. Parmi ces derniers, les uns résultent de la mort sur place des espèces indigènes, les autres sont issus d'un transport depuis leur biotope d'origine. Dans les études traitant de la distribution des Fora-

minifères actuels, dont la finalité est souvent de rechercher les modèles permettant d'interpréter celle des microfaunes fossiles, la distinction entre communautés vivantes et assemblages de tests vides est rarement effectuée. Après avoir analysé les raisons de cette situation, nous essaierons de montrer à partir de quelques exemples l'intérêt et la nécessité d'individualiser ces deux entités pour exploiter au mieux ce matériel, chacun apportant un témoignage et des informations sur les conditions de milieu.

I. DISTINCTION ENTRE FORAMINIFÈRES VIVANTS ET TESTS VIDES : MÉTHODOLOGIE

Lorsqu'on récolte des Foraminifères actuels ce n'est jamais une surface exacte de sédiment que l'on prélève mais un certain volume, dans lequel individus vivants et tests vides sont enfouis et mêlés à un amalgame de particules organiques et minérales. Il est bien connu que les difficultés et le temps nécessaire au tri varient de façon inversement proportionnelle à la taille des organismes. Aussi, dans le but de faciliter cette tâche ingrate et de réduire le temps qui lui est consacré, deux techniques ont été mises au point : la technique de séparation par flottation dans les liqueurs denses et celle de la coloration au rose bengale. Elles se sont malheureusement révélées inefficaces dans les études nécessitant la distinction entre Foraminifères vivants et tests vides.

1 — La technique de séparation par les liqueurs denses

La flottation dans les liqueurs denses, telles que le tétrachlorure de carbone ou le mélange alcool-bromoforme, permet de séparer de façon rapide les tests de Foraminifères du reste du sédiment. Si ce procédé rend des services inestimables en micropaléontologie, il reste inadapté au problème qui nous concerne car il ne peut être appliqué qu'à du sédiment sec ; dans de telles conditions, il est impossible de reconnaître la biocénose, car le cytoplasme disparaît à la dessiccation.

2 — La technique de coloration au rose bengale

Pour surmonter cette difficulté, Walton (1952) a préconisé une technique permettant de colorer, selon lui, les Foraminifères vivant au moment du prélèvement : c'est la célèbre méthode de coloration au rose bengale. Après avoir été immergé dans une solution de ce colorant chimique, le sédiment est séché et soumis à la flottation. Dans la microfaune ainsi rassemblée il ne reste plus qu'à séparer les individus colorés des autres. Il faut rappeler que, outre les pressions de la recherche appliquée, la découverte de cette technique a largement favorisé l'essor donné aux travaux sur l'écologie des Foraminifères. Si quelques auteurs ont attiré assez tôt l'attention sur les imprécisions de cette technique (Reiter, 1959 ; Green, 1960 ; Boltovskoy, 1965), la preuve de son inefficacité a été faite en 1972 (Le Calvez et

Cesana, 1972). Au cours de cette expérience, des individus morts depuis quelques années à quelques millions d'années (Miocène) se sont colorés au rose bengale, car la membrane basale tapissant l'intérieur des loges, qui persiste après la mort de la cellule et se fossilise avec le test, fixe le colorant. Au contraire, le cytoplasme des individus vivants est demeuré imperméable à ce produit. Sous l'action toxique du rose bengale, colorant acide non vital, la cellule meurt au bout d'un temps plus ou moins long, et c'est alors seulement que le rose bengale pénètre dans le cytoplasme, la membrane plasmatique n'assurant plus son rôle protecteur. Malgré ces mises en garde, suivies de celles de Martin et Steinker (1973), Banner et Williams (1973), Walker *et al.* (1974), cette technique connaît encore une grande vogue. Nous avons ainsi analysé 38 articles parus entre 1975 et 1980 et portant sur la distribution des Foraminifères actuels dans diverses régions du monde. Trente-cinq d'entre eux ne font pas la distinction entre individus vivants et morts : vingt-trois utilisent la méthode de Walton, sept se fondent sur l'observation de matériel sec et cinq ne donnent aucune précision.

L'utilisation de ces deux techniques ne permet donc pas de différencier communautés vivantes et communautés mortes. Or, il faut savoir que les tests vides peuvent être remis en suspension en raison de leur taille et de leur légèreté, et, soumis à l'action des agents hydrodynamiques, ils sont susceptibles d'être transportés loin de leur biotope. Le test d'un Foraminifère constitue une entité et il est impossible de faire appel comme chez d'autres organismes à l'observation de dislocations des éléments (valves, pièces d'un squelette) avec parfois sélection différentielle, pour savoir si l'animal est en place ou si il a subi des transports post-mortem. Si des fractures ou des traces d'usure peuvent témoigner de tels phénomènes, la réciproque n'est pas obligatoire ; de plus le granuloclassement n'apparaît pas toujours de façon évidente.

En conséquence, il est permis d'émettre un doute sur la valeur des interprétations écologiques fondées sur des observations d'assemblages de tests sans distinction des vivants et des morts. C'est probablement une des raisons majeures pour lesquelles l'écologie des Foraminifères est mal connue, malgré le grand nombre de publications parues sur ce sujet. Cette situation étonnante, voire incroyable aux yeux de plusieurs, est donc en partie due à une erreur méthodologique. Elle tient au fait que les Foraminifères constituent un groupe presque exclusivement étudié à des fins paléontologiques et pratiquement délaissé sur le plan biologique. Aussi c'est sur la coquille, qui reste le témoin d'un âge et d'un milieu, que sont portés tous les efforts, négligeant ainsi le cytoplasme qui, lui, est le témoin de la vie.

3 — Reconnaissance de l'état de vie

La coloration au rose bengale étant remise en question, quelle technique faut-il préconiser pour reconnaître les individus vivants des tests vides ? Actuellement celle qui nous semble la plus efficace se fonde sur l'observation de la coloration naturelle du cytoplasme (Le Calvez et Cesana, 1972 ; Vénec-Peyré, 1984).

Dans la baie de Banyuls-sur-Mer, le cytoplasme des *Elphidium* est vert, celui des *Nonion commune* vert, bleu turquoise ou jaune ; chez *Ammonia beccarii* il varie du rose saumon à la couleur ocre, chez *Valvulineria bradyi* et *Nonion parkeri* il est violet.

En Polynésie, les Amphistégines, les Virgulines et les Bolivines sont vertes, les *Anomalinella rostrata* sont roses, tandis que certaines espèces fixées sont brunes. Il est certain que

chez les formes arénacées et porcelanées, la couleur est moins apparente. Cependant, les Milioles vivantes présentent souvent un bouchon cytoplasmique au niveau buccal ; une teinte rosâtre apparaît aussi par transparence. Les Foraminifères arénacés vivants sont parfois légèrement teintés ; ils ont un aspect plus translucide que les tests morts. Dans le doute, on peut toujours les casser pour mettre en évidence le cytoplasme.

Il semble que le premier auteur à utiliser cette caractéristique de la cellule fut L. F. DE POURTALÈS (*in* AGASSIZ, 1881). MYERS (1943) indique deux méthodes pour reconnaître les Foraminifères vivants : d'une part la coloration naturelle du cytoplasme qui, fixée au formol au moment du prélèvement, peut persister plusieurs mois ; d'autre part, la décalcification et l'observation du cytoplasme pour des recherches plus poussées, visant à reconnaître les Foraminifères en phase de repos, de reproduction, d'alimentation. MARTIN & STEINKER (1973) sont moins précis quand ils écrivent « The only reliable method known to us for determination of living individuals involves direct observation in attempt to recognize signs of life. This method is tedious and time consuming but is more reliable that the staining techniques so far employed ». ARNOLD (1974) pense que LE CALVEZ & CESANA sous-estiment les difficultés qui se rencontrent pour la différenciation des deux états et que l'observation minutieuse des individus peut donner un certain nombre d'indications ; utilisées seules ou conjointement, elles permettent d'apprécier en toutes circonstances si l'animal vit ou non. Ces observations sont les suivantes :

— mobilité de l'animal ;

— mouvements protoplasmiques (courant pseudopodial ou cycles intrathalammes) ;

— activité trophique avec ses conséquences telles que la coloration du cytoplasme après ingestion de la nourriture ou la formation d'un bouchon de déchets dans la région aperturale ;

— éclat du test ;

— coloration *in toto* avec des colorants vitaux ;

— bris du test pour observer le cytoplasme.

Cette façon de procéder est fastidieuse et l'on comprend aisément que le chercheur qui se charge d'étudier la répartition qualitative et quantitative des espèces vivant dans une région donnée hésite à l'employer ! Il faut reconnaître qu'ARNOLD pensait à la sélection d'individus pour réaliser des élevages. Cette méthode présente un autre inconvénient : pratiquable uniquement sur du matériel frais, elle nécessite une présence constante du chercheur dans les laboratoires marins.

Nous avons choisi d'appliquer la méthode qui consiste à reconnaître les Foraminifères vivants par la couleur naturelle du cytoplasme. Ces observations doivent être faites sans avoir recours aux méthodes de séparation par les liqueurs denses afin d'éviter toute dessiccation des cellules. Dans ces conditions, il faut bien avouer que le tri, qui porte sur l'ensemble du matériel recueilli, est long, aussi est-il nécessaire de procéder à une fixation de l'échantillon avec de l'alcool à 90° pour éviter toute détérioration des cellules et leur conserver leur couleur naturelle.

II. RELATIONS ENTRE COMMUNAUTÉ VIVANTE ET ASSEMBLAGES DE TESTS VIDES : QUELQUES EXEMPLES

Le premier exemple pris en Polynésie traite des relations existant à l'heure actuelle entre Foraminifères vivants et tests vides, le second concerne l'interprétation d'une thanatocénose holocène en Méditerranée.

1 — En Polynésie : la radiale de Paevaeva, île de Mooréa

Une étude récente portant sur la distribution des Foraminifères dans le lagon de l'atoll de Scilly (archipel de la Société, Polynésie française) (Vénec-Peyré et Salvat, 1981) a révélé qu'il existait une grande disproportion tant sur le plan qualitatif que quantitatif, entre la composition de la biocénose et celle des assemblages de tests vides. En opposition aux quarante-six espèces récoltées vivantes, plus d'une centaine d'espèces fut recensée dans la thanatocénose.

A la lumière de ces informations il nous a paru opportun de réaliser une telle étude comparative dans un autre type de complexe récifal : une île haute volcanique, l'île de Mooréa (archipel de la Société). De nombreuses stations ont été explorées en juin et juillet 1983, dans le cadre d'une mission pluridisciplinaire organisée par l'Antenne du Muséum et de l'École Pratique des Hautes Études en Polynésie française, dans le lagon et sur la pente externe du récif barrière. Nous avons choisi d'exposer dans cette note les résultats acquis sur la radiale de Paevaeva car elle avait déjà fait l'objet d'une étude préliminaire portant sur l'inventaire de la thanatocénose récoltée en 1977 (Le Calvez et Salvat, 1980).

La radiale de Paevaeva

Situé à l'ouest de l'île de Mooréa (fig. 1), le secteur auquel appartient cette radiale est protégé des vents d'alizés dominants E-SE. Sous l'effet d'une houle modérée, l'eau pénètre à l'intérieur du lagon par-dessus la barrière récifale, puis s'évacue ensuite par les passes situées au sud et au nord. Le lagon, large d'un kilomètre environ, ne comporte pas de chenal bien individualisé ; aussi le récif frangeant, très peu développé, est en continuité avec le récif barrière. C'est un lagon en voie d'ensablement, la hauteur d'eau n'excède pas 3 m.

Cinq stations ont été prospectées depuis le littoral jusqu'au récif barrière (fig. 2) :

— Les stations P1, P2, P3, P4, se situent sur des fonds sableux très pauvres en coraux. Sur ces derniers, on note la présence de thalles d'*Halimeda* mais l'ensemble des substrats meubles est dépourvu d'herbiers et d'algueraie. Les échantillons de ces quatre stations sont essentiellement constitués de débris organogènes. Leurs caractéristiques granulométriques sont voisines : diamètre médian (362 à 400 μm), classement (2,4 à 2,6), mode (400-500 μm).

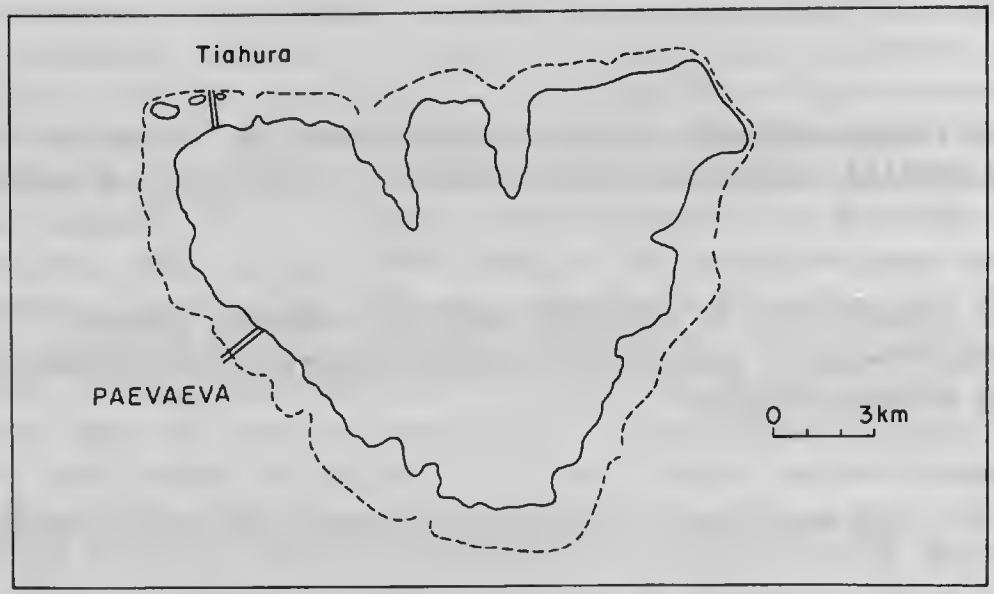


FIG. 1. — Carte de Mooréa.

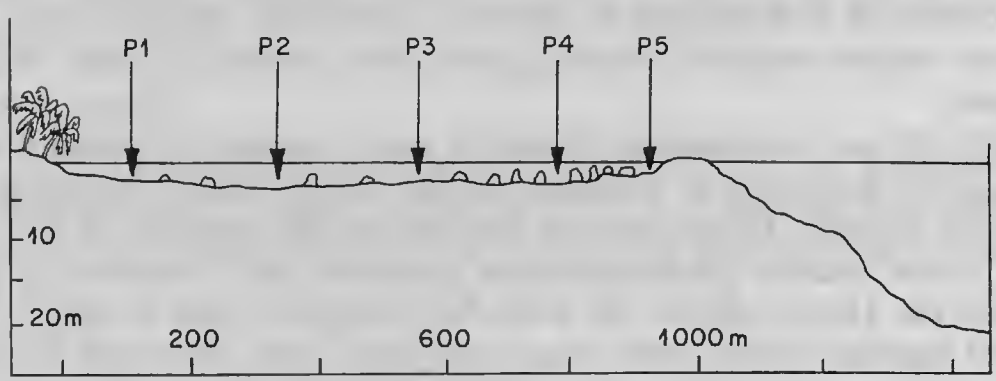


FIG. 2. — Profil topographique de la radiale de Paevaeva.

— La station P5 est localisée au niveau de l'arrière crête du récif barrière, dans une zone soumise à des facteurs hydrodynamiques importants. Le sédiment est deux fois plus grossier que dans les cas précédents.

Dans l'ensemble, le sable de cette radiale est « propre », il a été examiné directement sans avoir recours ni au lavage, ni au tamisage.

La biocénose

Dans toutes les stations étudiées, la biocénose présente dans les sédiments est essentiellement composée de Foraminifères fixés sur les bioclastes. Ce sont des individus de très petite taille et seul l'examen au MEB a permis de montrer que plusieurs taxons (difficiles à dénombrer en raison de la présence de formes jeunes) y étaient représentés. On reconnaît deux espèces, laissées en nomenclature ouverte, appartenant au genre *Rotaliammina*, ainsi

que les phases juvéniles d'individus appartenant vraisemblablement à la famille des Cibicididae, des Planorbulinidae et des Cymbaloporidae. La présence de ces Foraminifères fixés a déjà été signalée dans le lagon de Scilly où ils constituent l'essentiel de la biocénose entre 0 et 30 m de profondeur.

A proximité des stations P2 et P4, quelques touffes d'*Halimeda* ont été recueillies ainsi que des échantillons supplémentaires de sable situé dans leur voisinage immédiat. Les thalles vivants de cette algue calcaire ne semblent abriter aucune espèce épiphyte, mais lorsque l'algue meurt, ses articles sont colonisés par les espèces fixées citées précédemment et on y reconnaît des individus adultes de *Planorbulina acervalis* et *Planorbulinella larvata*. On note également la présence de quelques Foraminifères libres : *Quinqueloculina poyeana, Quinqueloculina bosciana, Quinqueloculina parkeri, Triloculina planciana, Pyrgo denticulata, Massilina inaequalis, Vertebralina* sp., *Bolivina rhomboidalis, Sigmavirgulina tortuosa, Loxostomum mayori, Reussella simplex.*

La thanatocénose

Dans la thanatocénose, soixante-deux espèces ont été recensées sur l'ensemble de la radiale (tabl. I et II). On y retrouve les espèces de la biocénose excepté celles appartenant au genre *Rotaliammina*. Leur test, de nature agglutinée, est fragile et se désagrège probablement aisément après la mort de la cellule.

Tout comme dans le lagon de l'atoll de Scilly, la disparité entre la diversité spécifique de la biocénose et celle de la thanatocénose est accusée et nous expliquons ce phénomène comme l'action de transport de tests vides par les facteurs hydrodynamiques. Notre argumentation repose sur les observations suivantes :

a — *La distribution des Foraminifères de grande taille*

Les travaux sur les Foraminifères de Mooréa ayant été entrepris récemment, il nous est encore impossible de connaître la provenance de toutes les espèces recensées dans la thanatocénose du lagon. Notre attention s'est portée jusqu'à présent sur la recherche des biotopes colonisés par les Foraminifères de grande taille ou à test robuste, tels que *Amphistegina, Amphisorus, Anomalinella rostrata, Poroeponides, Eponides*, car la contribution de ces espèces à la production sédimentaire récifale est souvent importante. Nous avons choisi de réaliser cette exploration dans le secteur de Tiahura, au nord-ouest de l'île, où sont représentés tous les biotopes existant à Mooréa, et qui a déjà fait l'objet de nombreux travaux portant sur différents groupes végétaux et animaux (Ricard *et al.*, 1977). L'ensemble de ces biotopes algaires et sédimentaires du lagon a été examiné (à paraître) et aucun de ces Foraminifères de grande taille n'y a été observé vivant. En revanche, ces espèces constituent la grande majorité de la biocénose de la pente externe du récif barrière où l'on dénombre un grand nombre d'individus (à titre d'exemple 325 individus dans 3 ml de sédiment recueilli par lavage d'un morceau de dalle corallienne recouvert d'un gazon algaire, à 15 m de profondeur).

La présence de tests vides de ces taxons dans le lagon ne peut être que le résultat d'un transport depuis l'océan.

TABLEAU I. — Distribution des Foraminifères dans les thanatocénoses récoltées en 1977 à Paevaeva (Mooréa).

ECHANTILLONS	P_1	P_2	P_3	P_4	P_5
Quinqueloculina samoaensis CUSHM.					
Rosalina auberi D'ORB.					
Massilina crenata (KARRER)					
Elphidium sp.2					
Spirolina cf. *pedum* D'ORB.					
Planorbulinella larvata (P. & J.)					
Ungulatella pacifica CUSHMAN					
Quinqueloculina sp.1	■	■			
Dendritina sp.					
Quinqueloculina poeyana D'ORB.	■	■	■		
Cibicides advenum (D'ORB.)					
Reussella simplex CUSHMAN					
Quinqueloculina sp.3					
Quinqueloculina bradyana CUSHM.					
Rectobolivina raphana (P. & J.)					
Elphidium sp.1					
Vertebralina striata D'ORB.					
Triloculina oblonga (MONT.)					
Sphaerogypsina globulus (REUSS)				■	
Rosalina bradyi (CUSH.)		■		■	■
Triloculina laevigata D'ORB.	■			■	■
Triloculina linneiana D'ORB.	■			■	■
Spiroloculina antillarum D'ORB.				■	■
Peneroplis pertusus FORSK.			■	■	
Bolivina sp.1					■
Acervulina inhaerens SCHULTZE		■		■	■
Cymbaloporetta squammosa (D'ORB.)	■	■	■	■	■
Massilina inaequalis CUSHMAN					
Planorbulina acervalis BRADY		■		■	■
Triloculina schreiberiana D'ORB.					
Sigmavirgulina tortuosa (BRADY)					
Textularia foliacea H.-A. & E.					
Rosalina advena (CUSHMAN)					
Fissurina squamoso-marginata BRADY					
Hauerina compressa D'ORB.					
Vertebralina sp.					
Quinqueloculina seminulum LINNE		■	■		
Quinqueloculina tricarinata D'ORB.					
Quinqueloculina viennensis LE CALVEZ					
Quinqueloculina parkeri BRADY					
Cibicides lobatulus (W. & J.)					
Poroeponides sp.					
Gypsina vesicularis (P. & J.)					
Anomalina (?) maculosa TODD					
Pyrgo oblonga D'ORB.					
Textularia stricta CUSHMAN					
Cymbaloporella tabellaeformis (BRADY)					
Spiroloculina communis CUSH. & TODD					
Clavulina tricarinata D'ORB.					
Amphistegina lobifera LARSEN					
Amphistegina lessoni D'ORB.					
Anomalinella rostrata (BRADY)					
Miniacina miniacea (PALLAS)				■	■
Hauerina ornatissima (KARRER)					
Pyrgo denticulata (BRADY)					
Textularia sp.					
Spirillina decorata BRADY					
Spirillina limbata-papillosa CUSH.					
Rosalina globularis D'ORB.				■	
Triloculina planciana D'ORB.					
Spiroloculina sp.1					
Spiroloculina sp.2					

TABLEAU II. — Distribution des Foraminifères dans les thanatocénoses récoltées en juin 1983 à Paevaeva (Mooréa).

ECHANTILLONS	P_1	P_2	P_3	P_4	P_5
Quinqueloculina samoaensis CUSHM.					
Rosalina auberi D'ORB.					
Massilina crenata (KARRER)					
Elphidium sp.2					
Spirolina cf. *pedum* D'ORB.					
Planorbulinella larvata (P. & J.)					
Quinqueloculina sp.1	■	■			
Dendritina sp.					
Quinqueloculina poeyana D'ORB.	■	■			
Cibicides advenum (D'ORB.)					
Reussella simplex CUSHMAN					
Quinqueloculina sp.3					
Quinqueloculina bradyana CUSHM.					
Rectobolivina raphana (P. & J.)					
Elphidium sp.1					
Vertebralina striata D'ORB.					
Triloculina oblonga (MONT.)					
Sphaerogypsina globulus (REUSS)					
Rosalina bradyi (CUSH.)		■			
Triloculina laevigata D'ORB.	■				
Triloculina linneiana D'ORB.	■				
Spiroloculina antillarum D'ORB.					
Peneroplis pertusus FORSK.					
Bolivina sp.1					
Acervulina inhaerens SCHULTZE		■			
Cymbaloporetta squammosa (D'ORB.)					
Massilina inaequalis CUSHMAN					
Planorbulina acervalis BRADY		■			
Triloculina schreiberiana D'ORB.					
Sigmavirgulina tortuosa (BRADY)					
Textularia foliaceu H.-A & E.					
Rosalina advena (CUSHMAN)					
Fissurina squamoso-marginata BRADY					
Hauerina compressa D'ORB.					
Vertebralina sp.					
Quinqueloculina seminulum LINNE					
Quinqueloculina tricarinata D'ORB.					
Quinqueloculina viennensis LE CALVEZ					
Quinqueloculina parkeri BRADY					
Cibicides lobatulus (W. & J.)					
Poroeponides sp.			■	■	■
Eponides repandus (F. & M.)					■
Gypsina vesicularis (P. & J.)					
Anomalina (?) maculosa TODD					
Pyrgo oblonga D'ORB.					
Textularia stricta CUSHMAN					
Cymbaloporella tabellaeformis (BRADY)					
Spiroloculina communis CUSH. & TODD					
Clavulina tricarinata D'ORB.					
Amphisorus hemprichii EHRENBERG					
Amphistegina lobifera LARSEN				■	■
Amphistegina lessoni D'ORB.				■	■
Anomalinella rostrata (BRADY)				■	■
Miniacina miniacea (PALLAS)			■		■
Hauerina ornatissima (KARRER)					
Pyrgo denticulata (BRADY)					
Spirillina decorata BRADY					
Spirillina limbata-papillosa CUSHM.					
Rosalina globularis D'ORB.					
Triloculina planciana D'ORB.					
Spiroloculina sp.1					
Spiroloculina sp.2					

b — *Une évolution dans la répartition des tests vides*

Des modifications dans la distribution des taxons de la thanatocénose sont à signaler entre les observations de 1977 (tabl. I) et celles de 1983 (tabl. II).

En 1977, la thanatocénose recueillie dans les cinq stations était dominée par l'espèce *Cymbaloporetta squammosa* et les tests de Miliolidés. La présence de Foraminifères de grande taille ou à test robuste ainsi que des débris de Foraminifères fixés tels que *Miniacea* restait limitée aux stations les plus externes du lagon.

En 1983, la répartition des Foraminifères à test robuste s'étend en P1 et P2 ; aux *Amphistegina, Anomalinella, Poroeponides* s'ajoutent des tests de Soritidae et d'*Eponides repandus*. Mais les modifications les plus importantes s'observent en P4 et P5 où la diversité spécifique diminue considérablement ; elle passe en P4 de 28 en 1977 à 11 en 1983, et en P5 de 26 en 1977 à 7 en 1983. Les Milioles et les *Cymbaloporetta* diminuent considérablement en P4 et disparaissent en P5 où la microfaune, essentiellement composée d'espèces à test robuste, est largement dominée par les Amphistégines.

On peut interpréter ces modifications comme le résultat d'un « lavage » ou d'un « balayage » du sédiment par les facteurs hydrodynamiques ; il aurait pour effet d'entraîner les individus de petite taille, les plus légers, sur une distance plus importante que les tests robustes, effectuant ainsi un granuloclassement depuis l'océan jusqu'au rivage. Ce lessivage se traduit également dans le nombre d'individus recueillis dans chaque station en 1983, nombre qui diminue des stations les plus externes du lagon vers le littoral (tabl. III).

Tableau III

	P1	P2	P3	P4	P5
20 ml sédiment	des milliers d'individus	700	150	160	70

Ces modifications traduisent une intensification des phénomènes hydrodynamiques et sont probablement en liaison avec les perturbations créées sur cette partie de l'île par le cyclone Veena. Ce dernier, le quatrième d'une série de cinq qui dévasta la Polynésie entre janvier et avril 1983, s'abattit sur Mooréa le 12 avril ; ses effets les plus spectaculaires et les plus destructeurs se firent sentir surtout sur les côtes nord et nord-est de l'île. Le caractère exceptionnel de ces événements dans une région généralement épargnée par ces phénomènes tropicaux — les derniers cyclones remontent aux années 1903-1906 — s'est trouvé accusé par l'aspect répétitif de ces manifestations cycloniques au cours des quatre premiers mois de l'année 1983 (Auzeneau et Darchen, 1983).

c — *L'observation des tests de Foraminifères benthiques dans les filets à plancton*

Des récoltes de zooplancton réalisées dans le complexe récifal de Mooréa (Lefèvre, 1984) contiennent des tests vides de Foraminifères benthiques ainsi que des bioclastes. Nous

avons recensé dans ces échantillons de nombreux taxons : *Sphaerogypsina, Cibicides, Spirillina, Bolivina, Peneroplis, Amphistegina, Planorbulina, Elphidium, Quiqueloculina, Triloculina.*

De telles observations ont déjà été effectuées sur les côtes de Californie (Loose, 1970), du golfe du Mexique (Hueni *et al.*, 1978), dans la Manche (Murray, 1965 ; Murray *et al.*, 1982). Elles prouvent que les tests d'espèces benthiques peuvent être remis en suspension dans la colonne d'eau et soumis à l'action de l'hydrodynamisme.

Une des conclusions de cette étude sur la Polynésie française permet d'émettre un doute sur la richesse spécifique des Foraminifères en milieu lagonaire. Les travaux parus sur la microfaune des lagons font généralement état de populations abondantes et diversifiées (Cushman *et al.*, 1954, Le Calvez *in* A. Guilcher *et al.*, 1965). Les études réalisées dans deux lagons polynésiens, l'un fermé aux influences océaniques (Scilly), l'autre ouvert (Mooréa), révèlent qu'à une thanatocénose riche et variée s'oppose une biocénose pauvre en espèces.

2 — En Méditerranée : l'éventail profond du Rhône

Quelques carottes prélevées dans l'éventail sédimentaire profond du Rhône ont donné lieu récemment à une étude micropaléontologique (Le Calvez, 1984).

Nous reprendrons dans ce chapitre l'exemple de la carotte ETR 1, très significatif des phénomènes de transport. Cette carotte a été prélevée à 1650 m de profondeur, 42°30 de latitude, 4°51′50 de longitude (fig. 3). A côté d'un ensemble d'espèces planctoniques qui permettent de porter une appréciation sur les conditions climatiques régnant au moment du dépôt (Holocène), figure un cortège d'espèces benthiques. Parmi les soixante-quinze espèces recensées dans la thanatocénose, on note en particulier la présence de *Cibicides lobatulus, Elphidium crispum, Elphidium lidoense, Planorbulina mediterranensis, Rosalina globularis,*

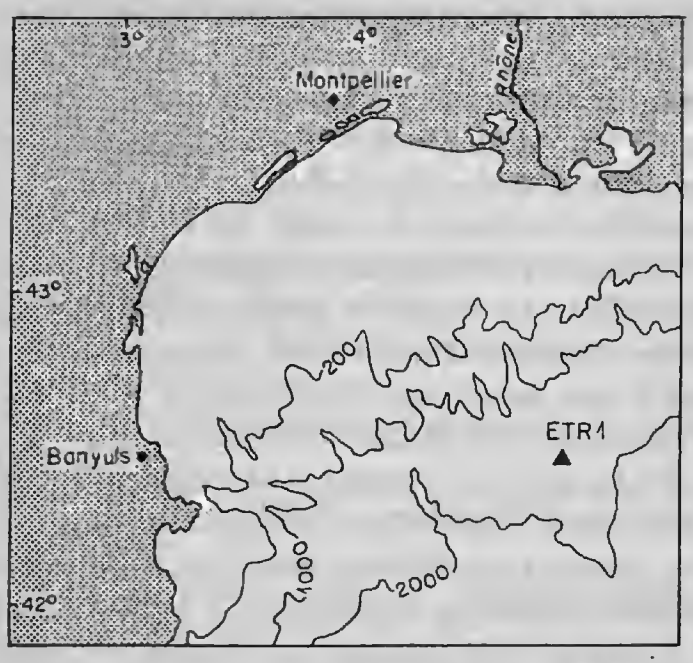


Fig. 3. — Localisation de la station ETR1 en Méditerranée occidentale.

et *Quinqueloculina seminulum*. Or une étude menée parallèlement sur la distribution des Foraminifères vivants sur le Plateau continental catalan (VÉNEC-PEYRÉ, 1984) montre que ces espèces sont essentiellement littorales. Les *Elphidium* ont le cytoplasme intensément coloré en vert, ce qui indique une dépendance vis-à-vis des algues chlorophylliennes, donc d'une bonne luminosité. *Planorbulina mediterranensis* vit fixée sur les feuilles de Posidonies, monocotylédones également inféodées à la zone euphotique. Quant aux autres espèces, elles n'ont pas été observées vivantes au-delà de l'isobathe 50 m. La présence de ces espèces à une telle profondeur ne peut s'expliquer que par l'existence d'un transport, ce que confirment certaines données sédimentologiques.

Cet exemple montre que des individus peuvent se trouver entraînés loin de leur biotope par des courants, des glissements de terrain ou la turbidité, sans que leurs tests ne soient endommagés. Ils permettent de connaître l'origine des éléments qui viennent alimenter la sédimentation, ainsi que l'ampleur des déplacements. Le caractère allochtone d'une association ne doit pas toujours être interprété en terme négatif — perte d'informations — c'est aussi un outil supplémentaire pour la compréhension des phénomènes sédimentogéniques et hydrodynamiques.

CONCLUSIONS

En raison d'une erreur méthodologique qui s'est perpétuée depuis 1952, on peut considérer que la plupart des études de distribution des Foraminifères actuels se fondent sur l'observation de thanatocénoses. Microfaunes autochtones et allochtones étant ainsi confondues, les interprétations écologiques qui en découlent sont entachées d'inexactitudes. Dans une même aire géographique, l'étude des deux termes du binôme « biocénose-thanatocénose » a son importance à condition que chacun d'eux soit bien défini. Cette démarche est la seule qui, dans la distribution des taxons, puisse mettre en évidence la part de responsabilité qui revient à l'écologie et celle qui incombe aux phénomènes de transfert liés à l'hydrodynamisme. De nombreuses espèces actuelles sont apparues à l'ère tertiaire, le témoignage écologique qu'apporte leur présence dans les thanatocénoses représente une aide indiscutable pour la compréhension et la reconstitution des écosystèmes du passé. L'idée que leur mode de vie ait pu se modifier au cours du temps est souvent émise et c'est une hypothèse qui doit rester présente à l'esprit en l'absence d'arguments décisifs permettant de la confirmer ou de la réfuter. Toutefois, au vu de la grande capacité de variation de ces Protozoaires en fonction des facteurs environnants, il nous paraît assez étonnant que des espèces du Tertiaire, parvenues jusqu'à nos jours sans modifications morphologiques, aient eu à subir de grands changements dans leurs conditions d'existence.

Il y a certes perte d'information biologique et écologique lors du passage biocénose-thanatocénose, et l'une des causes essentielles, tout au moins chez les Foraminifères, est liée au transport. Mais elle se commue en élément positif et supplémentaire dans les reconstitutions des mécanismes sédimentogéniques lorsque la présence de microfaune déplacée permet de connaître l'origine et l'ampleur des transports affectant les sédiments. L'étude des deux communautés, vivante et morte, et de leurs relations constitue donc une voie féconde pour

tester la valeur des Foraminifères comme marqueurs écologiques et comme traceurs biologiques des phénomènes de transfert et parfaire ainsi l'outil paléontologique que constituent ces microorganismes.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

AGASSIZ, A., 1881. — Biographical sketch of Louis-François DE POURTALÈS. *Proc. Am. Acad. Arts Sci.* : 1-9.

ARNOLD, Z., 1974. — Field and laboratory techniques for the study of living Foraminifera. *Foraminifera.* Hedley & Adams Eds, Academic Press, New York, London, **1** : 207-260.

AUZENEAU, S., & J. DARCHEN, 1983. — Autour de la saison 1982-1983 des perturbations tropicales en Polynésie française. *Met-Mar*, **120** : 14-30.

BANNER, F. T., & E. WILLIAMS, 1973. — Test structure , organic skeleton and extrathalamous cytoplasm of *Ammonia* Brunnich. *J. foramin. Res.*, **3** (2) : 49-69.

BOLTOVSKOY, E., 1965. — Los Foraminiferos recientes. Manuales de Eudeba. *Cienc. nat.* : 1-510.

CUSHMAN, J. A., R. TODD & R. J. POST, 1954. — Recent Foraminifera of the Marshall Islands, Bikini and Nearby atolls. Pt. 2 Oceanography (Biology). *Prof. Pap. U.S. geol. Surv.*, **260** — H : 319-384.

GREEN, K. E., 1960. — Ecology of some Arctic Foraminifera. *Micropaleontology*, **6** (1) : 57-78.

GUILCHER, A., L. BERTHOIS, Y. LE CALVEZ, R. BATTISTINI & A. CROSNIER, 1965. — Les récifs coralliens et le lagon de l'île Mayotte (Archipel des Comores, Océan Indien). *Mém. ORSTOM*, **11** : 1-201.

HUENI, C., J. A. MONROE, J. GEVIRTZ & R. CASEY, 1978. — Distribution of living benthic Foraminifera as indication of oceanographic process of the south Texas outer continental shelf. *Trans. Gulf-Cst Ass. geol. Socs*, **28** : 193-200.

LE CALVEZ, Y., 1984. — Étude micropaléontologique de quelques carottes appartenant à l'éventail sédimentaire profond du Rhône. *In* : Écologie des microorganismes en Méditerranée occidentale. ECOMED, Paris — AFTP : 147-150.

LE CALVEZ, Y., & D. CESANA, 1972. — Détection de l'état de vie chez les Foraminifères. *Annls Paléont.*, Invertébrés, **58** (2) : 129-134.

LE CALVEZ, Y., & B. SALVAT, 1980. — Foraminifères des récifs et lagons coralliens de Mooréa, Ile de la Société. *Cah. Micropaléont.*, **4** : 1-15.

LEFÈVRE, M., 1984. — Répartition de la biocénose zooplanctonique autour de l'île de Mooréa (Polynésie française). *J. Rech. océanogr.*, **9** (1) : 10-12.

LOOSE, T., 1970. — Turbulent transport of benthonic Foraminifera. *Contr. Cushman Fdn foramin. Res.*, **21** : 164-166.

MARTIN, R., & D. C. STEINKER, 1973. — Evaluation of techniques for recognition of living Foraminifera. *Compass*, **50** (4) : 26-30.

MURRAY, J. W., 1965. — Significance of benthic Foraminiferids in plancton samples. *J. Paleont.*, **39** : 56-157.

MURRAY, J. W., S. STURROCK & J. WESTON, 1982. — Suspended load transport of Foraminiferal tests in a tide and wave- swept sea. *J. foramin. Res.*, **12** (1) : 51-65.

MYERS, E. H., 1943. — Biology, ecology and morphogenesis of a pelagic Foraminifera. *Stanford Univ. Publs*, Biological Sciences, **9** (1) : 5-29.

REITER, M., 1959. — Seasonal variations in intertidal Foraminifera of Santa Monica Bay, California. *J. Paleont.*, 33 (4) : 606-630.

RICARD, M., G. RICHARD, B. SALVAT & J. L. TOFFART, 1977. — Coral Reef and lagoon research in French Polynesia : 123 publications with abstracts. *Revue algol.*, fasc. hors-série, 1 : 1-44.

VÉNEC-PEYRÉ, M. T., 1984. — Étude de la distribution des Foraminifères vivant dans la Baie de Banyuls-sur-mer. *In* : Écologie des Microorganismes en Méditerranée occidentale. ECOMED. Paris : AFTP : 60-81.

VÉNEC-PEYRÉ, M. T., & B. SALVAT, 1981. — Les Foraminifères de l'atoll de Scilly (Archipel de la Société) : étude comparée de la biocénose et de la thanatocénose. *Annls Inst. océanogr., Monaco*, n. s., 57 (2) : 79-110.

WALKER, D. A., A. E. LINTON & C. T. SCHAFER, 1974. — Sudan black B : a superior stain to rose bengal for distinguishing living from non-living Foraminifera. *J. foramin. Res.*, 4 : 205-215.

WALTON, W. R., 1952. — Techniques for recognition of living Foraminifera. *Contr. Cushman Fdn foramin. Res.*, 3 (2) : 56-60.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., 8, 1986,
section C, n° 2 : 185-193.

Analyse des données multidimensionnelles et discrimination entre fossiles allochtones et autochtones

Exemples dans divers paléoenvironnements du Crétacé inférieur de la péninsule Ibérique et d'Afrique du Nord

par Pierre CUGNY

Résumé. — A partir d'exemples pris dans le Crétacé inférieur de la péninsule Ibérique (Espagne, Portugal) et d'Afrique du Nord (Algérie), l'auteur montre comment l'analyse des données multidimensionnelles (analyse factorielle des correspondances, méthode des nuées dynamiques) permet une description objective des faciès [mise en évidence des paléoenvironnements (écozones) ; définition des associations paléontologiques (noyaux d'affinité cénotique) ; relations entre associations paléontologiques et paléoenvironnements ; caractérisation et hiérarchisation des principaux facteurs de la distribution des organismes], ainsi que, dans certains cas, la discrimination entre fossiles allochtones et fossiles observés dans leur milieu de vie.

Abstract. — Using examples from the lower Cretaceous of Spain, Portugal and Algeria, the author shows how factor analysis of correspondances and dynamic cluster analysis, besides giving an objective description of faciès [vizualisation of the paleoenvironments (ecozones) ; definition of the paleontological associations ; relationship between paleontological associations and paleoenvironments ; characterization and classification of the major factors of the distribution], allow, in certain instances, the differentiation between allochtonous and autochtonous fossil populations.

Mots clés. — Analyse des correspondances, nuées dynamiques, paléoenvironnements, fossiles allochtones, fossiles autochtones, Crétacé inférieur, Espagne, Portugal, Algérie.

P. CUGNY, *Laboratoire de Géologie sédimentaire et Paléontologie, Laboratoire de Biologie quantitative, Université Paul Sabatier, 118, rue de Narbonne, 31062 Toulouse cedex. Contribution au PICG-UNESCO n° 183 et aux RCP-CNRS n°s 614 et 663.*

INTRODUCTION

Lors d'études paléoécologiques et plus particulièrement lorsqu'il s'agit de définir des associations paléontologiques (noyaux d'affinité cénotique), il est clair que les fossiles pris en compte doivent avoir été observés dans leur milieu de vie (fossiles autochtones).

Parfois, la présence dans certains gisements d'éléments allochtones peut être assez facilement décelée par l'analyse classique du faciès (indices de tri mécanique, fossiles brisés, usés, présence simultanée d'organismes n'ayant pu cohabiter appartenant à des écozones très différentes voire à des biozones différentes...). L'étude des faciès par l'analyse des données multidimensionnelles (analyse factorielle des correspondances, par exemple) peut alors être conduite selon diverses procédures, entre autres :

— suppression, dans le tableau de données, des gisements pour lesquels la présence de fossiles allochtones est évidente ;

— analyse de l'ensemble des données en introduisant les fossiles allochtones ou les gisements correspondants, respectivement en variables supplémentaires ou en sujets supplémentaires, c'est-à-dire sans les faire participer à l'élaboration de la structure factorielle.

Le plus souvent, faute d'éléments vraiment caractéristiques, les phénomènes d'allochtonie ne peuvent être que pressentis, ou même ne sont pas décelés à l'issue des études de terrain et de laboratoire.

Les exemples suivants, pris dans le Crétacé inférieur d'Espagne, du Portugal et d'Algérie, montrent comment, dans certains cas, une description objective des faciès au moyen d'une ou plusieurs analyses factorielles des correspondances suivie(s) d'une classification par la méthode des nuées dynamiques peut permettre de mettre en évidence une éventuelle allochtonie de faune ou de flore.

I. Exemple de l'Albien du Portugal

L'analyse des faciès observés dans une centaine de gisements répartis dans quatre coupes levées dans la région de Cascais (Estremadura, Portugal) par l'analyse factorielle des correspondances a permis (P. Cugny et J. Pey, 1981) :

— de distinguer six groupes de gisements (fig. 1a) qui visualisent les principaux types de paléoenvironnements : les points correspondants se succèdent, de la droite vers la

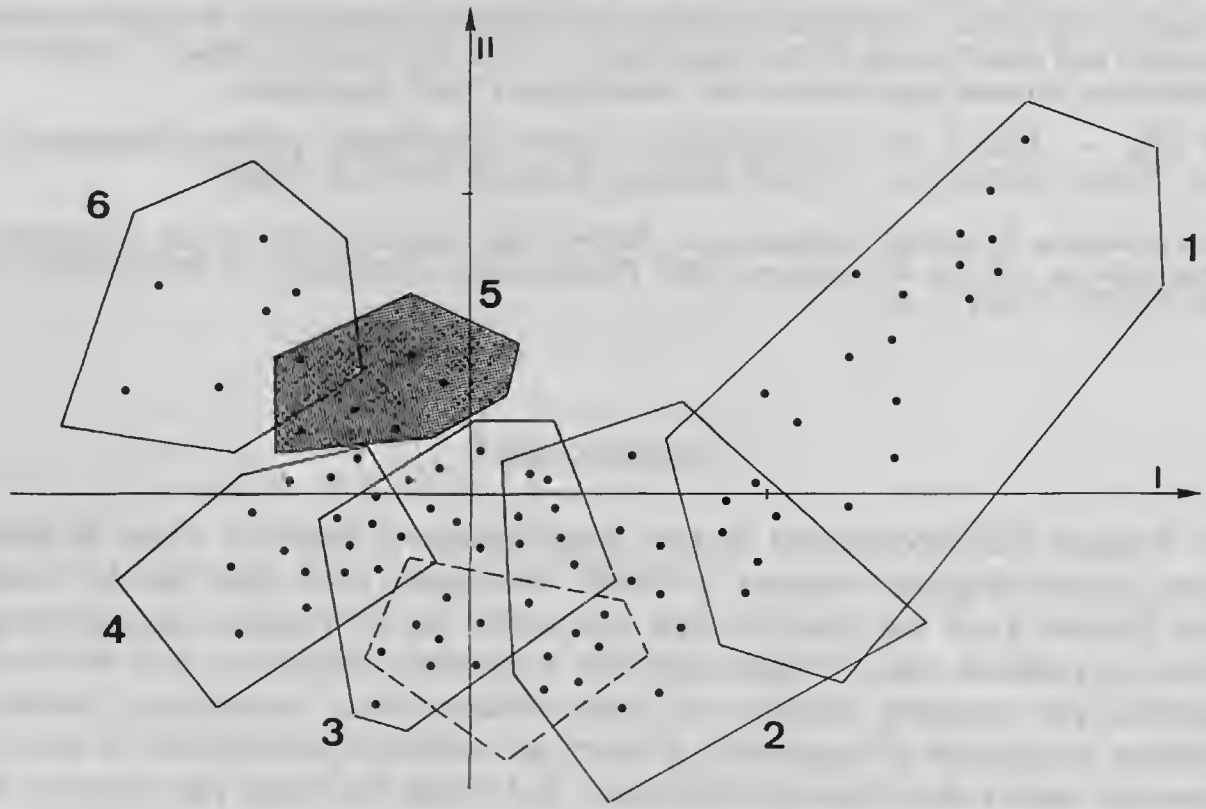


Fig. 1a. — Exemple de l'Albien du Portugal. Représentation de l'ensemble des gisements dans l'espace des deux premiers facteurs. Les noyaux 1, 2, ..., 6 visualisent les divers paléoenvironnements.

gauche, le long du nuage parabolique (effet GUTTMANN), des milieux les plus proches de la côte (vasières littorales à Huîtres) vers les plus externes (écozone externe à Orbitolines et Lenticulines) en passant par les divers environnements de lagon ;

— de définir les divers noyaux d'affinité cénotique (associations paléontologiques) (fig. 1b) ;

— d'attribuer à chaque paléoenvironnement son association caractéristique (fig. 1c) : 1 : écozone à Huîtres (assoc. A) ; 2 : écozone à Naticidés et Cardiidés (assoc. B) ; 3 : écozone interne à Orbitolines (assoc. C et D) ; 4 : écozone à Rudistes (assoc. E) ; 5 et 6 : écozone externe à Orbitolines et Lenticulines (assoc. F).

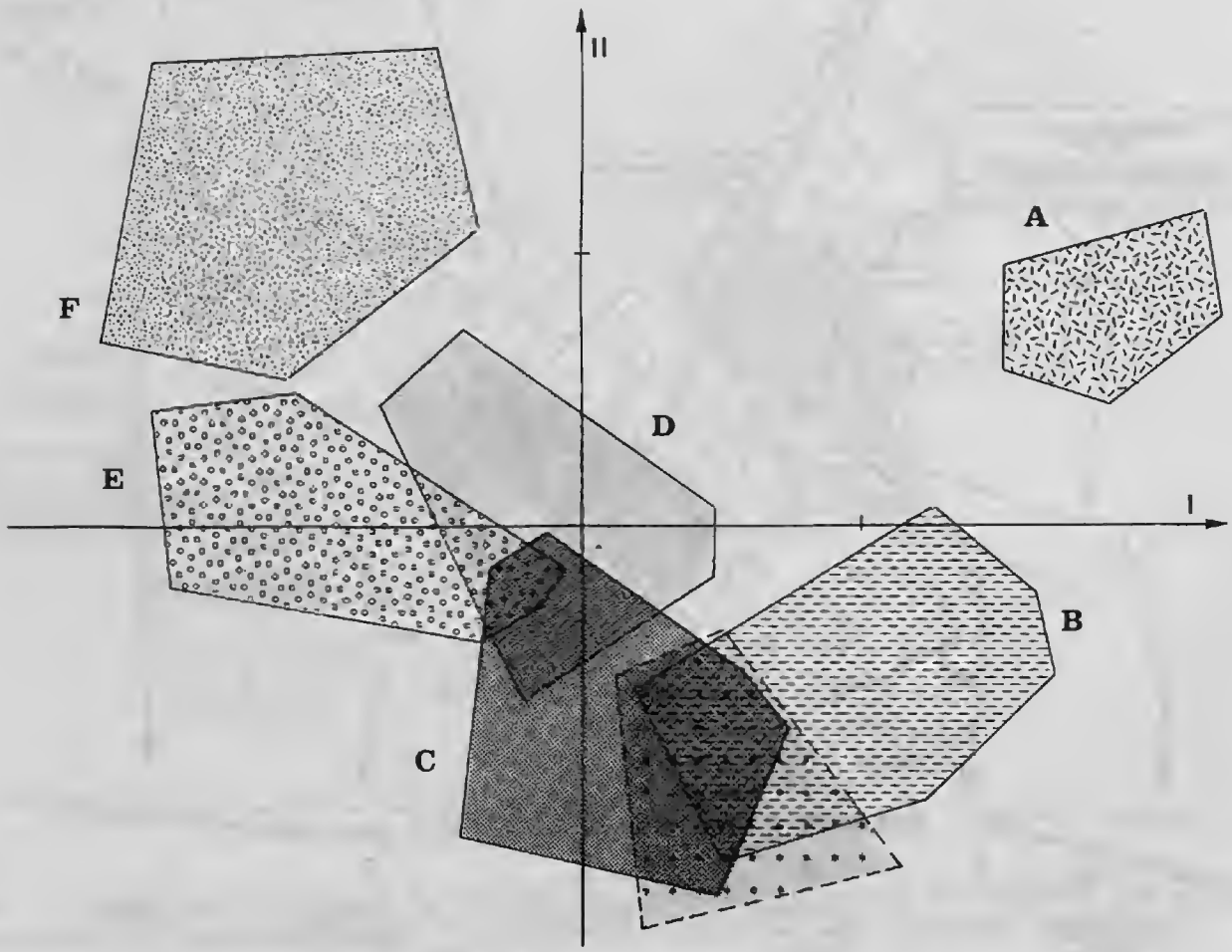


FIG. 1b. — Exemple de l'Albien du Portugal. Représentation de l'ensemble des descripteurs paléontologiques dans l'espace des deux premiers facteurs. Les noyaux A, B, ..., F correspondent aux associations paléontologiques. A : Annélides, Ostréidés ; B : Cardiidés, Naticidés, Exogyres, Dasycladacées, ... ; C : Orbitolines, Échinides, Miliolidés, Dasycladacées, ... ; D : Orbitolines, Hensonines, Textulariidés, ... ; E : Rudistes, Pectinidés, Madréporaires, ... ; F : Orbitolines, Lenticulines, Bryozoaires, ...

Si à chacun des noyaux d'affinité entre gisements 1, 2, 3, 4 et 6 (écozones), il a été possible d'attribuer une association paléontologique (respectivement A, B, C et D, E, F), il n'en est pas de même pour le noyau 5 auquel ne correspond aucune association propre. Ce fait traduit l'allochtonie des fossiles présents dans les gisements appartenant à ce noyau. Ce noyau n° 5 correspond à un paléoenvironnement du domaine de haut-fond, formé de barres

sableuses, à hydrodynamisme relativement élevé où la plupart des fossiles sont allochtones en provenance de l'écozone voisine (écozone externe à Orbitolines et Lenticulines) et, en proportion plus faible, du domaine interne de lagon. L'absence d'association caractéristique apparaît ainsi parfaitement logique.

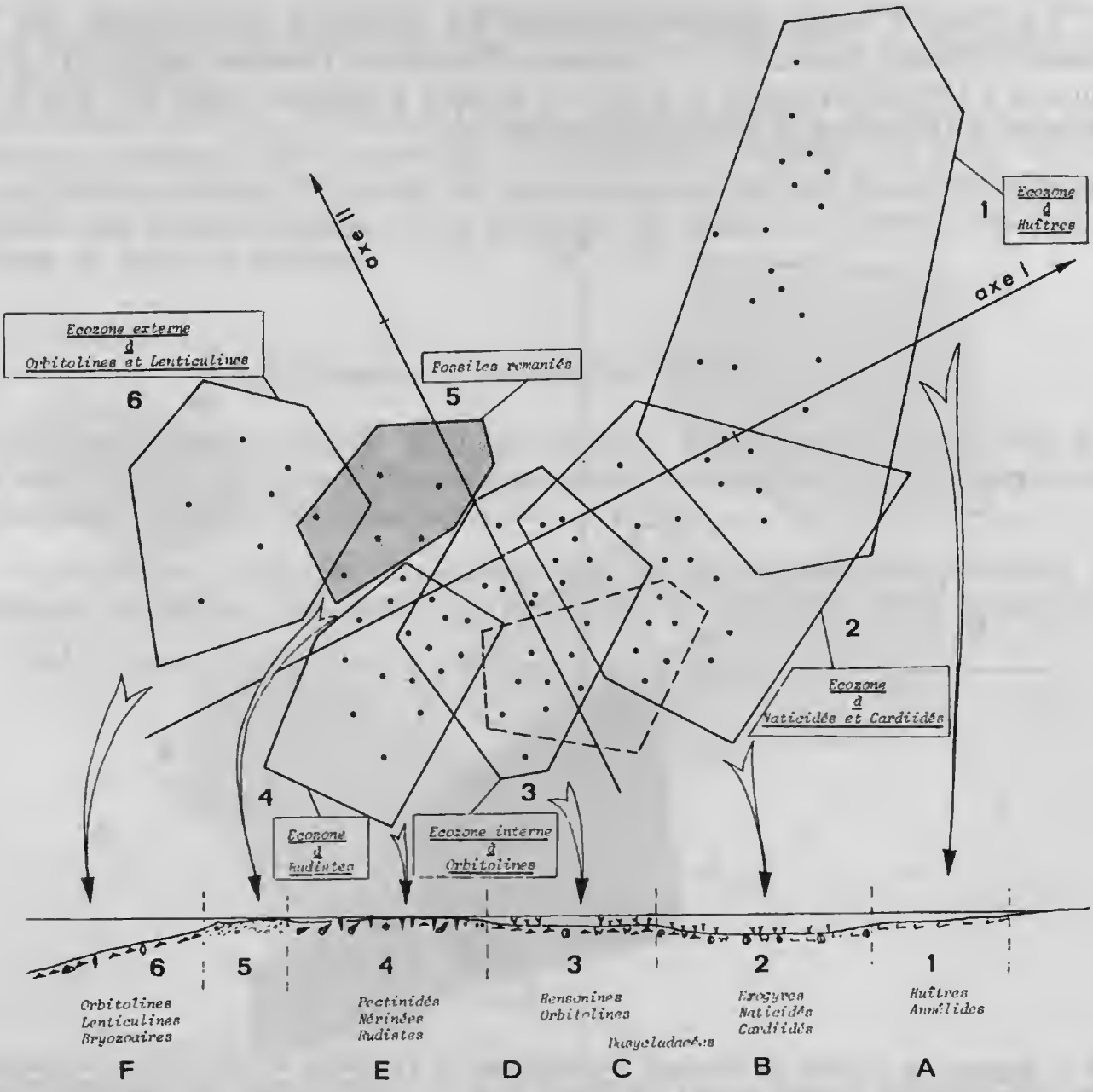


Fig. 1c. — Exemple de l'Albien du Portugal. Les écozones, leur position dans la séquence paysage et les associations paléontologiques correspondantes. Aucune association ne correspond au milieu 5 (fossiles allochtones).

II. Exemple de l'Hauterivien de Morella (Espagne)

L'analyse quantitative des faciès (A.F.C., nuées dynamiques) de cinq mésoséquences de l'Hauterivien du Mas de Querol près de Morella (P. Cugny et J. Canerot, 1982) montre pour l'ensemble des gisements (fig. 2a) neuf noyaux d'affinité. La distribution observée le

long du nuage, sensiblement parabolique (effet GUTTMANN), correspond au gradient interne-externe. Ainsi se succèdent, dans cet ordre, les gisements correspondant aux écozones suivantes : A : écozone à Characées ; B : écozone à *Marinella lugeoni*, Gastéropodes et Lamellibranches ; D : écozone à Huîtres ; C : points correspondant à des faciès d'hydrodynamisme relativement élevés (« barre » oolithique proximale) ; E : écozone à Choffatelles ; F : écozone à Dasycladacées ; G : écozone à *Paracoskinolina querolensis* ; H : écozone à Rudites ; I : barre oolithique distale (fig. 2a).

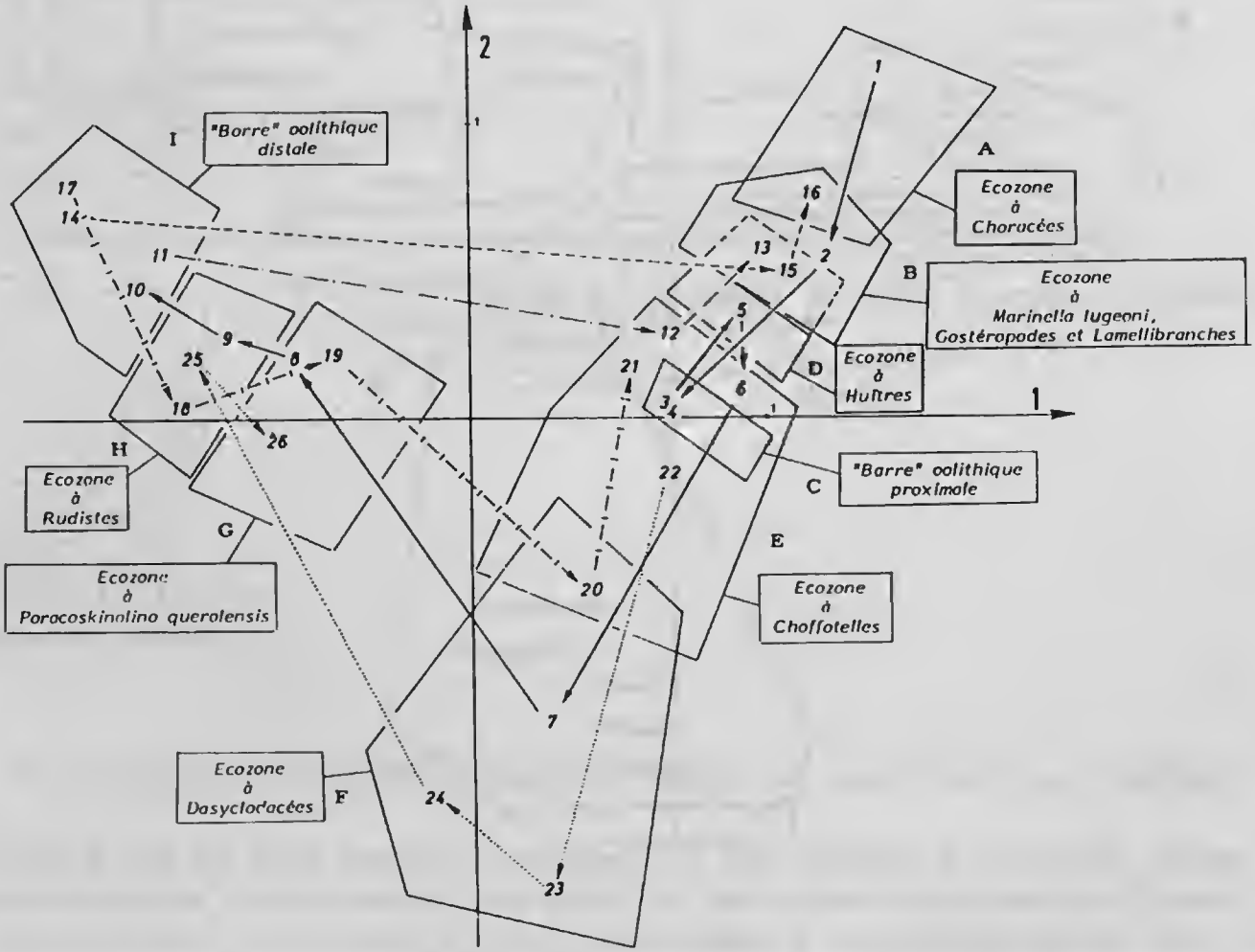


FIG. 2a. — Exemple de l'Hauterivien de Morella (Espagne). Représentation de l'ensemble des gisements dans l'espace des deux premiers facteurs. Visualisation des écozones et des successions séquentielles.

Nous remarquerons tout particulièrement la position du noyau C qui apparaît au niveau de l'écozone à Choffatelles E alors que l'analyse séquentielle montre que le milieu correspondant s'intercale entre l'écozone à *Marinella lugeoni*, Gastéropodes et Lamellibranches (B) et l'écozone à Huîtres (D) ainsi que l'illustre l'écoséquence virtuelle (fig. 2c). Ce fait traduit l'allochtonie des fossiles observés dans les gisements appartenant à ce noyau, fossiles qui proviennent plus du domaine interne de lagon [écozone à Huîtres (D), écozone à Choffatelles (E)] que du domaine margino-littoral ou continental [écozone à *Marinella lugeoni*, Gastéropodes et Lamellibranches (B), écozone à Characées (1)] (fig. 2b).

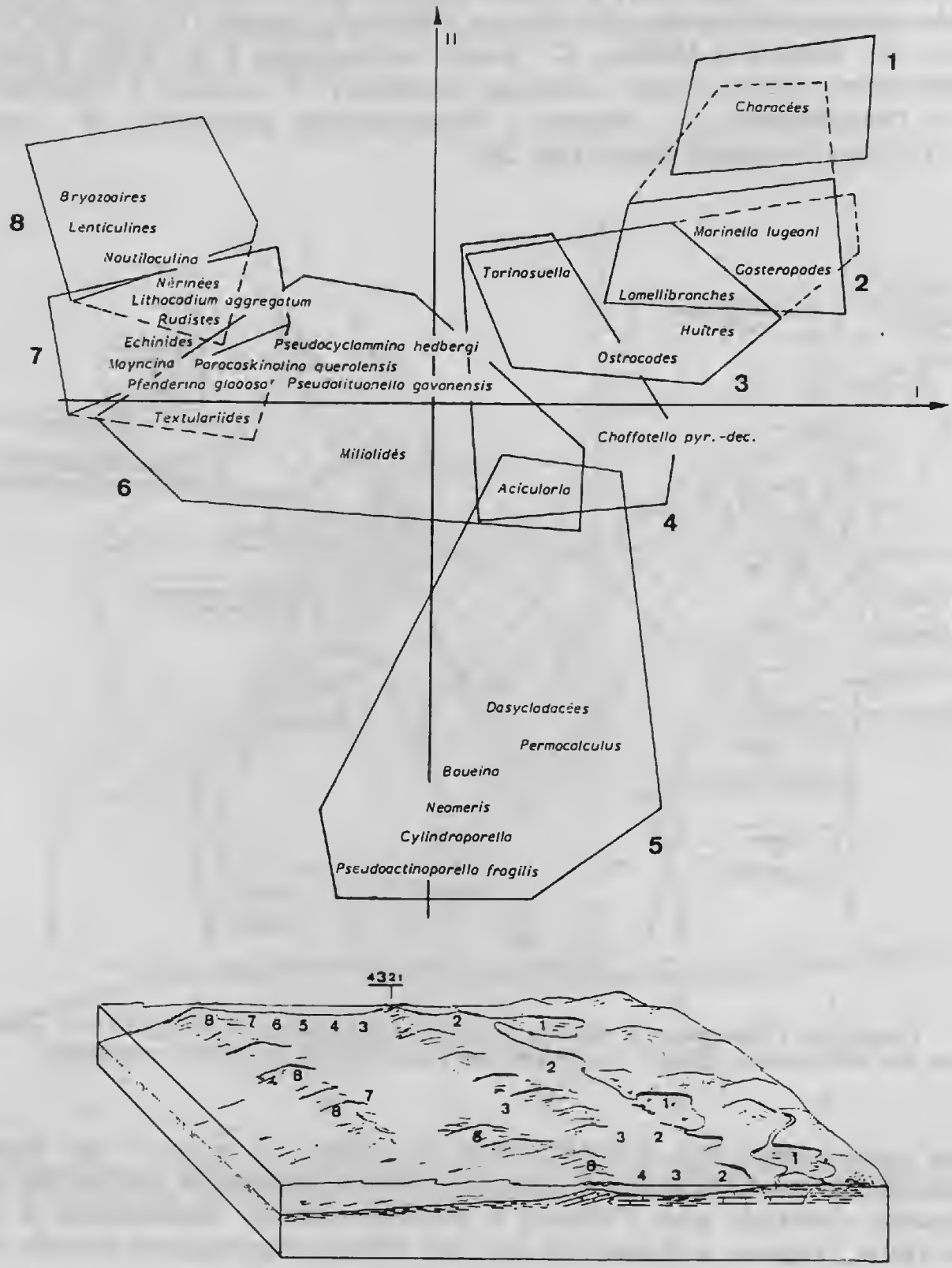
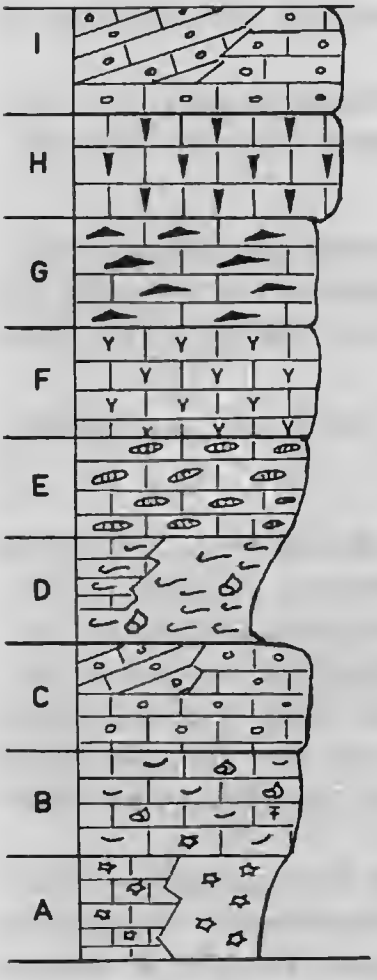


FIG. 2b. — Exemple de l'Hauterivien de Morella (Espagne). Les associations paléontologiques et les paléoenvironnements correspondants.



Ecoséquence virtuelle

FIG. 2c. — Exemple de l'Hauterivien de Morella (Espagne). L'écoséquence virtuelle. A, B, ..., I : voir figure 2a.

III. Exemple du Crétacé inférieur à moyen des monts de Daia (Algérie)

Dans le cas des deux exemples précédents, il était difficile, à l'issue des études classiques de terrain et de laboratoire, d'envisager une allochtonie importante des fossiles ; tout au plus pouvait-on penser, pour certaines associations, à une thanatocœnose. Dans le cas des monts de Daia, au contraire, pour un certain nombre de gisements, l'allochtonie de certains descripteurs paléontologiques apparaissait probable au point que sur les divers documents ces descripteurs étaient assortis de la mention « remaniés ».

La prise en compte simultanée pour l'analyse quantitative des faciès des fossiles observés dans leur milieu de vie et des descripteurs paléontologiques considérés à priori comme allochtones (traitement n° 1) a conduit, tant dans l'ensemble des gisements que dans celui des descripteurs paléontologiques, à une répartition en deux ensembles totalement disjoints, véritable partition de nos données : d'une part les gisements et les fossiles « in situ » tous regroupés au voisinage de l'origine et d'autre part les fossiles « allochtones » et les gisements les renfermant. Cette structure, qui n'apportait aucune indication intéressante en ce qui concerne la mise en évidence des paléoenvironnements et des associations paléontologiques et ne corroborait aucun des acquis de l'étude de terrain et de laboratoire, correspondait en fait à un artefact dû à la codification (fossiles en place / fossiles allochtones). Les

fossiles considérés à priori comme allochtones l'étaient peut-être moins que l'on aurait pu le penser au départ.

Afin de s'assurer de la représentativité du tableau de données initiales (gisements × descripteurs paléontologiques), le même tableau a été traité successivement selon les deux procédures suivantes :

— analyse factorielle des correspondances, les gisements renfermant des fossiles considérés à l'origine comme allochtones étant traités en sujets supplémentaires [c'est-à-dire ne participant pas à l'élaboration de la structure factorielle mais figurant tout de même dans les représentations (traitement n° 2)] ;

— analyse factorielle des correspondances, aucune hypothèse n'étant faite sur l'allochtonie ou l'autochtonie des fossiles observés (traitement n° 3).

La similarité des structures obtenues dans les deux cas tant globalement (organisation générale du nuage de points) que dans le détail (proximités entre gisements, proximités entre descripteurs paléontologiques) ayant confirmé la représentativité du tableau donnant la description de tous les gisements à l'aide de tous les descripteurs paléontologiques sans distinction allochtone/en place, il apparaît que les fossiles observés l'ont été pour la plupart dans leur milieu de vie et que l'allochtonie supposée à l'origine ne pouvait être que très locale (organismes déplacés dans leur milieu de vie ou provenant de milieux immédiatement adjacents).

La représentation (fig. 3) de l'ensemble des gisements (points) et des descripteurs (identificateurs à trois lettres) obtenue par l'analyse factorielle des correspondances (traitement n° 3), suivie d'une classification par la méthode des nuées dynamiques visualise la succession des divers milieux et les associations caractéristiques de la séquence-paysage : écozones à Ostréidés, Ostracodes et Annélides (A et B) ; écozone à Choffatelles et Annélides (C) ; écozone à Dasycladales (D) ; écozone à Échinides et Choffatelles (E) ; écozone à Échinides et Orbitolinidés (F) ; écozone à Orbitolines, Bryozoaires et Polypiers (G).

Cet exemple n'étant que le support de notre propos (organismes en place ou allochtones), pour de plus amples détails sur les peuplements et conditions de milieu, on pourra se reporter à l'étude présentée lors du IXe Colloque africain de Micropaléontologie (Peybernes, Ciszak, Cugny et Damotte, 1983).

Conclusion

Ces quelques exemples montrent combien il est parfois difficile à priori de juger de la représentativité de l'échantillonnage pour la définition et la description des milieux de vie des organismes et comment l'utilisation conjointe des méthodes classiques de la paléoécologie et de l'analyse des données multidimensionnelles peut apporter une contribution intéressante aux problèmes posés par la présence éventuelle d'organismes allochtones.

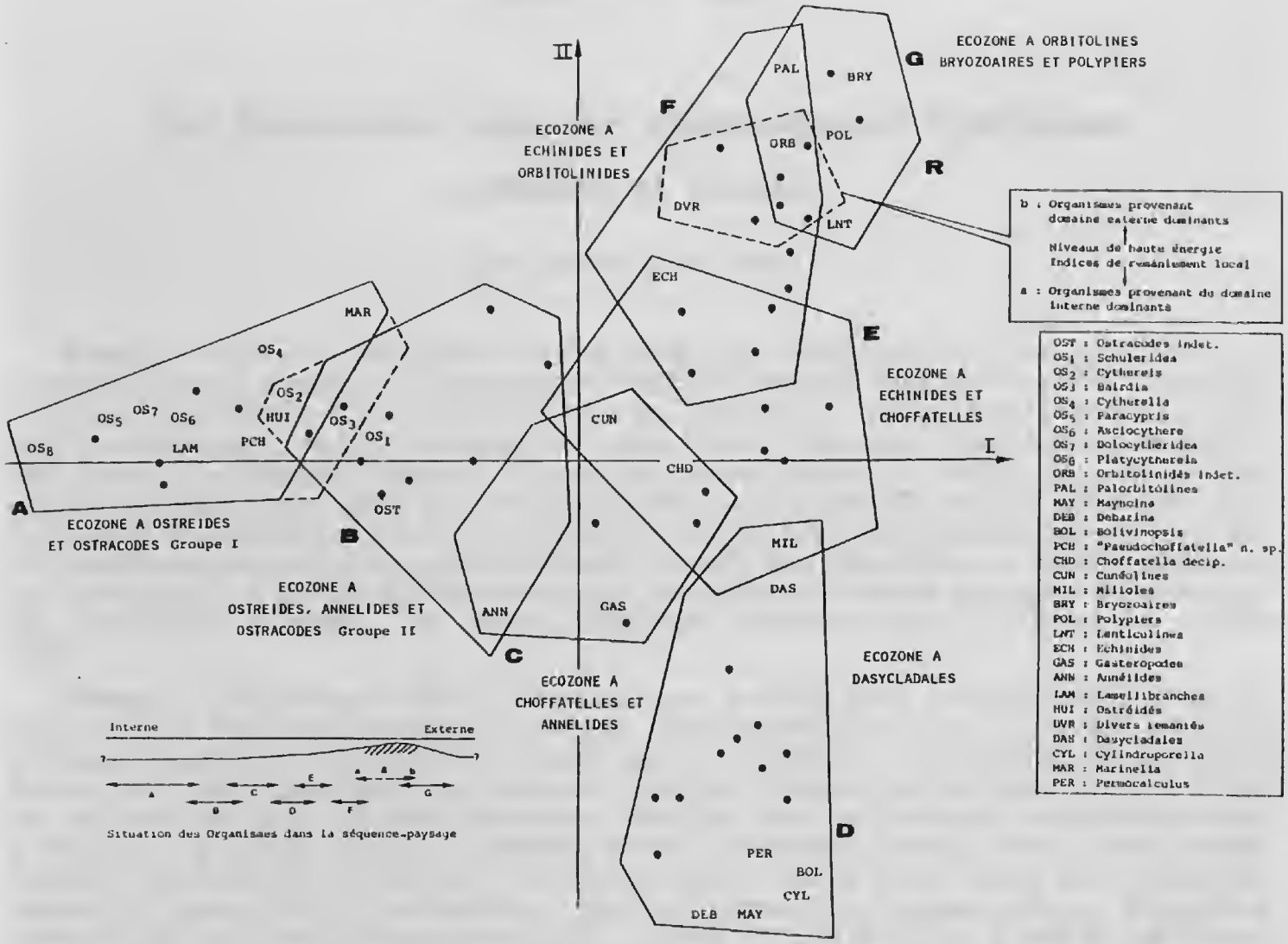


FIG. 3. — Exemple du Crétacé inférieur des monts de Daia (Algérie occidentale). Représentation simultanée des gisements (points) et des descripteurs paléontologiques dans l'espace des facteurs 1 et 2.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BENZECRI, J. P., 1973. — L'analyse des données. T. II, L'analyse des correspondances. Paris, Dunod. 619 p.

CUGNY, P., et J. REY, 1981. — Analyse factorielle et nuées dynamiques appliquées à l'étude de biofaciès et de leurs enchaînements séquentiels : exemple de l'Albien portugais. *Geobios*, **14** (3) : 311-321, 7 fig.

CUGNY, P., et J. CANEROT, 1982. — Les noyaux d'affinité cénotique et leurs relations avec les paléoenvironnements sur la plateforme hauterivienne des Ibérides orientales (Espagne). II Coloquio de Estratigrafia y de Paleogeografia del Cretacico de Espana, Albacete, *Cuad.Geol. iberica*, **8** : 283-292, 3 fig.

DIDAY, E., 1971. — Une nouvelle méthode en classification automatique et reconnaissance des formes : la méthode des nuées dynamiques. *Revue Statist. appl.*, Paris, **19** (2) : 19-33.

PEYBERNES, B., R. CISZAK, P. CUGNY, et R. DAMOTTE, 1983. — Le Crétacé inférieur et moyen des Monts de Daia (Oranie, Algérie occidentale) : analyse micropaléontologique et paléoécologique de l'intervalle Barrémien-Cénomanien, IXe Colloque Africain de Micropaléontologie, Paris. *Géologie méditerr.*, **11** (2) : 147-158, 5 fig., 1 pl.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., 8, 1986,
section C, n° 2 : 195-217.

Les Bryozoaires dans les communautés benthiques actuelles et fossiles

par Françoise P. Bigey

Résumé. — Bien que rangés parmi les phyla mineurs, les Bryozoaires n'en représentent pas moins un élément presque constant des communautés benthiques actuelles dans leur ensemble. Cependant, l'abondance des colonies et la diversité des espèces culminent sur la plate-forme continentale. Deux types d'environnement, plate-forme tempérée et plate-forme récifale, sont considérés avec des équivalents fossiles. Des exemples soulignent l'implication paléoécologique des relations entre morphologie zoariale et environnement, basée sur l'Actuel. La taphonomie entraîne des pertes d'information, d'où la possibilité de conservation et les effets du transport examinés chez les Bryozoaires actuels et fossiles. Des assemblages actuels dominés par les Bryozoaires, comme leur transposition au Néogène constituent des taphocœnoses. A défaut de réelles biocœnoses, les assemblages fossiles permettent de reconstituer des communautés résiduelles. Les faunes paléozoïques (Ordovicien-Permien) offrent des modèles variés.

Abstract. — Bryozoans in spite of their attribution to minor phyla constitute nearly steady elements in recent benthic communities, as a whole. Their adaptability at the phylum rank provides a development possibility from littoral to abyssal zones. Nevertheless colony abundance and species diversity reach their highest point on continental platform. Involved environments are recent temperate and reefal platforms with fossil equivalents. Emphasis bears on relationship with substrate, basic in Bryozoans as colonial attached organisms, except Lunulitiforms among others. Recent species examplify paleoecological implication of correlation between zoarial growth forms and environment. Taphonomy causes losses of information : non preservation and transport effects. Preservation chance in Bryozoans chiefly rests upon skeleton, unevenly calcified according to taxa as well as parts of the zooecia in the very zoarium. Erected forms remained *in situ* are extremely scarce. Fragmentation is the rule but enscruting forms that may be preserved with their own substrate. Bryozoan fragments lie commonly within the bedding. *Post-mortem* transport happens to be weak for fossil and recent colonies. Recent assemblages with predominant Bryozoans just like their equivalent in Neogene localities are considered as taphocenoses. Failing true biocenoses fossil assemblages help to reconstruction of residual communities. Paleozoic faunas (Ordovician to Permian) yield diverse models.

Mots-clés. — Bryozoaires, Paléozoïque, Actuel, communautés benthiques, plate-forme, taphonomie, assemblages, taphocœnoses, biocœnoses.

F. P. Bigey, *Université Pierre et Marie Curie (PARIS VI), laboratoire de Paléontologie des Invertébrés et ER 154 du CNRS, 4, place Jussieu, 75005 Paris Cedex 05.*

DONNÉES ACTUELLES

Dans la plupart des communautés marines actuelles, les Bryozoaires ont été reconnus parmi les éléments importants de la faune benthique. Leur adaptabilité, envisagée à l'échelle du phylum, assure leur extension depuis le système littoral jusqu'à l'étage abyssal voire

hadal. Cependant, la diversité et l'abondance des Bryozoaires (avec domination des Cheilostomes sur les Cyclostomes et les Cténostomes) atteignent leur maximum sur la plate-forme continentale (0-200 m). Ainsi, dix-huit provinces biogéographiques pour ce domaine ont été définies par SCHOPF (1979 : 451, 457). Dans la province méditerranéenne, RYLAND (1970 : 63) situe entre 20 et 80 m, c'est-à-dire à l'étage circalittoral, l'optimum du développement chez les Cheilostomes avec un pic à 40 m, d'après les données de GAUTIER (1962). Du talus continental au fond océanique (200-6000 m), les Bryozoaires, qui existent dans 35 % des stations jusqu'à 100 m et 25 % au-delà, montrent une diminution du nombre d'espèces par station : 64 à 300 m et 5 au-dessous de 2000 m (SCHOPF, 1969*a* : 471). Chez les Eurystomes (Cténostomes + Cheilostomes), il y a trente-huit espèces communes à l'étage bathyal et au système littoral et seulement dix espèces communes à l'étage bathyal et à l'étage abyssal (D'HONDT, 1975 : 585). C'est autour de 2500 m que s'individualise une faune spécifique, abyssale, proprement dite (D'HONDT, 1981 : 44). A cause de l'hétérogénéité de nos connaissances suivant les bassins océaniques, il ne paraît pas encore possible de délimiter des provinces au niveau du globe. Toutefois, il semble permis de considérer l'Atlantique ouest comme une entité biogéographique (D'HONDT, 1981 : 38). Pour l'ensemble des campagnes de la Woods Hole Oceanographic Institution dans cette unité, il advient que les Cheilostomes dominent aussi les Cyclostomes et les Cténostomes : cent vingt et une espèces chez les premiers et, respectivement, vingt-neuf et vingt et une espèces chez les seconds (D'HONDT & SCHOPF, 1984 : 908). Jusqu'à présent, pour l'étage hadal une seule forme de Cheilostome a été signalée dans la fosse des Kermadec (Pacifique sud-ouest) par WOLFF (1960 : 114).

DOMAINE DE PLATE-FORME ACTUEL ET ANCIEN

La quasi-totalité des terrains fossilifères ayant livré des Bryozoaires concerne le domaine de plate-forme. En conséquence, lui seul peut être envisagé comme référence dans l'Actuel. Les relations avec le substrat sont fondamentales pour ces organismes coloniaux dont la larve se métamorphose dès la fixation. Les exemples choisis intéressent l'environnement de plate-forme tempérée et l'environnement récifal.

ENVIRONNEMENT TEMPÉRÉ

Exemples actuels

1. Sur le plateau continental bordant la côte est américaine, à cause de la sédimentation clastique à dominance silt/clay, les Bryozoaires utilisent comme substrat préférentiellement des cailloux et coquilles (SCHOPF, 1969*b* : 237-238). *Parasmittina jeffreysi* provenant de Buzzards Bay (Woods Hole, Ma) encroûte ainsi la coquille du Bivalve mort *Ensis directus* (pl. II, 12). Il peut même advenir qu'un autre organisme se fixe sur la colonie tel qu'un jeune Scléractiniaire caryophyllide (pl. III, 8).

2. Le long de la côte istrienne (Adriatique nord), les sédiments meubles concèdent peu de supports à l'épibenthos, à la différence des hardgrounds secondaires, bien répandus plus au large. Ce biotope riche en Bryozoaires correspond selon FUTTERER & PAUL (1976 : 16) au coralligène des auteurs français, redéfini par PÉRÈS & PICARD (1964 : 79). Ascidiacés et Spongiaires particularisent ces hardgrounds. *Turbicellaria coronopus* a pu croître sur la tunique d'un Ascidiacé vivant (pl. II, 14). Les coquilles du Gastéropode *Murex trunculus* fournissent un substrat dur très commun, du vivant de l'animal ou après sa mort, qu'elles soient ou non pagurisées. *Reptadeonella violacea* a encroûté une coquille « vivante » (pl. II, 10), tandis que *Rhynchozoon neapolitanum* l'a fait post-mortem (pl. II, 11).

3. Les fonds de la Manche, relevant du plateau continental de l'Ouest européen, comportent essentiellement des dépôts grossiers, L'épifaune sessile, qui y prospère, doit se fixer sur des cailloux ou des coquilles. Dans les distributions édapho-climatiques, CABIOCH *et al.* (1977 : 124) citent *Flustra foliacea* parmi les espèces du groupe oriental. Ce Bryozoaire, inconnu en Manche occidentale, appartient à la faune tempérée froide et boréale (RYLAND & HAYWARD, 1977 : 78). Une colonie de *Flustra foliacea*, draguée en baie de Seine, s'est développée sur une coquille de *Chlamys (Aequipecten) opercularis* (pl. II, 6).

Exemple fossile et un analogue actuel

Au Silurien moyen (Niagarien), la communauté de fond meuble à *Eucalyptocrinites* caractérise selon HALLECK (1973 : 249) le Waldron Shale (Clinton Group de l'Indiana et des États voisins). Les capsules dorsales après désarticulation du squelette constituent le principal substrat dur pour divers épizoaires (LIDDELL & BRETT, 1979 : 234). Les Bryozoaires forment près des deux tiers des espèces identifiées (LIDDELL & BRETT, 1982 : 68), en compétition pour leur croissance. Sur un bras cassé transversalement du Crinoïde *Eucalyptocrinites crassus*, livré par le « shale » calcaire gris typique de cette formation, s'est fixée une colonie encroûtante de Céramoporide, conservée en position de vie (pl. I, 5). En Méditerranée, au large de Cassis, les bras du Comatulide, vivant cette fois, *Leptometra phalangium*, représentent l'une des rares possibilités de fixation pour les colonies de Cheilostomes et de Cyclostomes, ainsi soustraites à l'envasement par le fin sédiment meuble du fond (GAUTIER, 1959 : 147).

REMARQUE. — La faible consolidation voire son absence pour des sédiments grossiers de type « falun » ou « crag » assure la conservation d'organismes entiers ou fragmentaires qu'ils renferment en grand nombre, comme les Bryozoaires (Miocène du Val de Loire, Pliocène d'East Anglia). Par contre, la diagenèse qui aboutit à la formation de « grès », défavorable à la préservation des organismes, ne laisse subsister que de rares empreintes (Fénestellides dans le Dévonien inférieur des Pyrénées centrales, par exemple).

ENVIRONNEMENT RÉCIFAL

Exemples actuels

Dans l'environnement récifal actuel, les Coraux et les Algues prédominent ; cependant, grâce aux techniques de plongée utilisées depuis une vingtaine d'années par les biologistes,

les Bryozoaires se sont avérés des éléments discrets mais significatifs du macrobenthos. A Sainte-Croix (îles Vierges, Atlantique ouest), la fréquence des Bryozoaires (Cheilostomes) dans l'avant-récif et leur rareté dans l'arrière-récif s'expliquent par les courants favorables à leur prolifération dans le premier site et par la turbidité de l'eau, néfaste à leur installation dans le second (Schopf, 1974 : 354). De même, Cuffey (1973) a constaté la plus grande abondance des Bryozoaires dans les récifs sous-le-vent d'Eniwetok (îles Marshall, Pacifique ouest) et de platures aux Bermudes (Atlantique ouest) ; ils se rencontrent donc beaucoup plus fréquemment dans les macrohabitats à dominance de Coraux qu'à dominance de sédiment meuble ou de bedrock. Les microhabitats les plus courants, faces inférieures de Coraux ou de Mollusques, anfractuosités de roches, témoignent d'une éthologie sciaphile plus prononcée que dans les eaux tempérées. Aux Bermudes, la plupart des Bryozoaires sont des Cheilostomes encroûtants, comme *Steginoporella* dont le zoarium s'étale sur l'épithèque des *Diploria* (« brain corals »). Si les *Steginoporella* actuelles existent ailleurs qu'en milieu récifal, du moins se limitent-elles à la zone intertropicale, d'où l'application au paléoenvironnement, tirée des espèces cénozoïques (Pouyet & David, 1981). Les Cyclostomes, plus rares, n'en montrent pas moins une certaine diversité : formes dressées comme *Diaperoecia* ou encroûtantes comme *Lichenopora* et *Disporella* (Bigey, 1982). La faune cryptique des récifs de la Jamaïque (Atlantique ouest) a fait l'objet de recherches variées. A Rio Bueno, Jackson & Winston (1982) ont étudié les relations entre organismes encroûtant les Coraux foliacés sur la paroi récifale et pour comparaison la colonisation de carreaux expérimentaux immergés à proximité. Les Cheilostomes s'y trouvent surtout en compétition avec les Spongiaires pour l'espace, mais la différence de leur régime intervient dans leur répartition bathymétrique.

Exemples fossiles

Au Paléozoïque inférieur, des Trépostomes et Fistuliporides ont vécu dans les complexes récifaux, en partie relayés par des Fénestellides au Paléozoïque supérieur. Dans les faciès biohermaux du Dévonien français, les Fistuliporides encroûtent plus volontiers les Stromatopores et les Tabulés que les Rugueux (Bigey, 1980). Dans les récifs cénozoïques, comme actuels, les Cheilostomes se rencontrent le plus fréquemment (Cuffey, 1977 : 190).

Exemple fossile et son équivalent actuel

En quelques points privilégiés du globe, l'opportunité se trouve réalisée d'observer à proximité une formation géologique et son équivalent actuel. C'est le cas pour le Miami Limestone (Pleistocène) en Floride et sa contrepartie récente aux Bahamas, comportant l'un et l'autre un faciès à Bryozoaires (Hoffmeister *et al.*, 1967). Dans le lagon de plate-forme (nord-ouest du Grand Banc des Bahamas) le faciès à Bryozoaires et le mound oolithique offrent par rapport au détroit de Floride une image de miroir au faciès à Bryozoaires et au faciès oolithique des Everglades. Le même Cheilostome *Schizoporella floridana* constitue l'élément prépondérant de la faune dans les deux cas. La cavité centrale notée chez les colonies fossilisées sur place correspond à l'emplacement d'herbes marines comme *Thalassia*, qu'enrobent souvent les colonies actuelles.

Relations entre forme zoariale et habitat

L'importance écologique, et par là même paléoécologique, entre forme zoariale et habitat a été soulignée par Schopf (1969*b*). L'approche quantitative prend en compte les types de croissance définis par Stach en Australie, à propos d'une faune cénozoïque (1936), et complétés par divers auteurs, en fonction de facteurs environnementaux (substrat, vitesse du courant et taux de sédimentation).

Parmi les colonies dressées et flexibles, le type flustriforme (ex. *Flustra foliacea*, pl. II, 6) s'accommode de tous les substrats, mais préfère un courant faible et une sédimentation réduite.

Chez les colonies dressées et rigides, le type rétéporiforme (ex. *Sertella septentrionalis*, pl. II, 7-8) n'existe que sur substrat dur avec courant modéré et faible sédimentation. La convergence morphologique entre Rétéporides actuels et Fénestellides paléozoïques a des implications paléoécologiques (Bigey, 1981 ; Cuffey & McKinney, 1982). En eau peu profonde, les formes dressées et flexibles l'emportent de loin en abondance sur les formes dressées et rigides, tandis que plus bas la proportion s'équilibre.

Dans les colonies encroûtantes, le type celléporiforme (ex. *Turbicellepora* sp., pl. II, 9) choisit un substrat dur ou flexible avec courant modéré et faible sédimentation ; le type membraniporiforme A, très fréquent (ex. *Schizoporella longirostris*, pl. II, 13), élit davantage un substrat dur avec courant modéré et faible sédimentation également.

Si la fixation caractérise la plupart des Bryozoaires, des formes libres font néanmoins exception comme le type lunulitiforme (ex. *Discoporella umbellata*, pl. II, 3-4) qui se limite exclusivement au substrat meuble et qui accepte un fort courant avec sédimentation élevée. Les lunulitiformes dragués vivants, près des côtes brésiliennes, proviennent de fonds sableux ou sablo-vaseux ; ceux qui ont été récoltés morts sur fond caillouteux ou coquillier n'y ont vraisemblablement pas vécu (Buge, 1975 : 446). Des observations faites en aquarium (Marcus & Marcus, 1962 ; Cook, 1963 : Greeley, 1967) ou en plongée (Greeley, 1967) sur *Discoporella umbellata* montrent que le zoarium se maintient hors du sédiment, l'apex vers le haut, grâce aux setae des vibraculaires marginaux ; ces dernières assurent un rétablissement possible au zoarium s'il survient un retournement. Cette espèce existe à l'état fossile déjà au Miocène en Touraine (pl. II, 1-2) et aux Pays-Bas notamment (Lagaij, 1953 : 16). Les conditions de milieu propres aux lunulitiformes actuels, climatiques en particulier (eaux tempérées chaudes, et intertropicales), paraissent devoir s'appliquer aux représentants fossiles, connus depuis le Crétacé supérieur.

TAPHONOMIE

Les pertes d'information provenant de la taphonomie portent sur la non-conservation et le transport selon Lawrence (1968). Ce même auteur souligne la place de la taphonomie dans toute recherche paléoécologique (1971).

Fossilisation potentielle

Les Bryozoaires (sauf les Cténostomes) ont un squelette calcifié de façon inégale, donc susceptible de se fossiliser partiellement ou totalement. Parmi les Cténostomes, caractérisés par un squelette chitineux, la morphologie des perforants est cependant révélée depuis l'Ordovicien par les cavités laissées dans les substrats calcaires (Pohowsky, 1978). Chez les Cyclostomes, le degré de calcification varie. Quelques exemples témoignent d'une progression croissante : *Crisia ramosa* (pl. III, 1), *Entalophoroecia* sp. (pl. III, 2), *Plagioecia patina* (pl. III, 3). *Frondipora verrucosa* compte parmi les formes les plus calcifiées (Bigey, 1977). Si les Cyclostomes possèdent un squelette calcitique, les Cheilostomes se caractérisent par un squelette qui peut être calcitique, aragonitique ou mixte. Le problème de la diagenèse ne sera pas abordé ici. Chez les Cheilostomes la calcification moindre de la frontale des Anasques par rapport aux Ascophores apparaît liée à la différence dans le mode de protrusion polypidienne. Il reste ainsi après la disparition des structures organiques dans la majorité des Anasques le gymnocyste et/ou le cryptocyste, parfois très réduit, bordant une ouverture plus ou moins grande, l'opésie ; pour la plupart des Ascophores, il subsiste le gymnocyste ou le cryptocyste entourant une petite ouverture, l'orifice, privé de son opercule. Des formes dressées comme *Bugula turbinata* (pl. II, 5) ou *Flustra foliacea* (pl. II, 6) doivent leur flexibilité à une calcification pratiquement limitée aux parois latérales, plus légère pour la première espèce que pour la seconde. Cette faible calcification ne prédispose pas à la fossilisation ; elle pourrait expliquer l'absence des Bugulidae, Flustridae, et de quelques autres familles à l'état fossile. D'autres formes dressées comme *Crisia ramosa* (pl. III, 1), bien calcifiée malgré son apparente fragilité (Harmelin, 1968 : 421), ou *Caberea boryi* (pl. III, 5), moins calcifiée, tiennent leur flexibilité de joints chitineux reliant les articles ou entrenœuds. Ainsi les articles de Cyclostomes tels que les Crisiidae ou de Cheilostomes tels que les Scropucellariidae, les Cellariidae et autres se conservent par leur squelette après la mort du zoarium. En Manche occidentale, les *Cellaria* abondent au point que les articles morts ont un rôle sédimentaire (Boillot, 1964 : 163). Les premiers représentants des Scropucellariidae sont connus depuis l'Éocène, ceux des Crisiidae et des Cellariidae depuis le Crétacé. Déjà au Paléozoïque inférieur existaient des Cryptostomes constitués de segments articulés, les Arthrostylidae. Chez les formes dressées et rigides, à préservation aisée, la fragmentation du zoarium procède de l'action d'agents surtout physiques. Sur la plate-forme bordant le sud de l'Australie, les Bryozoaires, de cette catégorie pour la plupart, composent jusqu'à 85 % du sable calcaire ; les fragments excèdent rarement 20 mm dans leur plus grande dimension (Wass, Conolly & McIntyre, 1970). La fragmentation dissocie presque toujours la base du zoarium, d'où le manque d'information relatif au mode de fixation possible chez les formes fossiles et la nécessaire extrapolation à partir de formes analogues actuelles. Des bases de zoarium isolées, appartenant à des Fénestellides paléozoïques, se rencontrent toutefois à l'occasion de lavages pour du matériel calcifié ou d'attaque acide pour du matériel secondairement silicifié ; elles permettent de connaître la morphologie du substrat à défaut de sa nature. Parmi les formes encroûtantes, le type membraniporiforme se trouve le plus souvent réalisé. Le type A (encroûtement préférentiel d'un substrat dur) retiendra davantage l'attention que le type B (encroûtement préférentiel d'un substrat flexible). Les formes A, comme *Schizobrachiella sanguinea* (pl. III, fig. 4),

manifestent une calcification plus prononcée que les formes B. Parmi celles-ci, *Membranipora membranacea* voit ses parois latérales calcifiées à l'exception de deux bandes verticales, ce qui laisse une certaine souplesse au zoarium, développé habituellement sur une fronde de laminaire, et lui évite de se briser lors des mouvements imposés à l'Algue par les courants ou les vagues (Ryland & Hayward, 1977 : 58). Les exemples ne manquent pas de colonies de Fistuliporides, creuses en leur centre, laissant supposer qu'elles formaient un manchon autour d'un végétal. La cohésion du squelette interdit d'imaginer une quelconque flexibilité accordée au végétal ; elle prévient également l'action destructrice due aux mouvements de l'eau. Un substrat dur, galet ou coquille, peut porter des zoaria qui appartiennent à la même espèce et correspondent à plusieurs stades de développement. Ainsi, *Reptadeonella violacea* sur une coquille de Bivalve se trouve représentée par un jeune zoarium avec ancestrula visible et un zoarium adulte (pl. III, 6-7). La conservation d'une colonie avec son substrat se révèle plus commune s'il s'agit d'une coquille plutôt que d'un galet. *Fistulipora* cf. *trifoliata*, livrée par la formation des Marettes (Emsien du massif Armoricain) demeure solidaire de son galet de lydienne (pl. I, 6). Les colonies encroûtantes se prêtent mieux que les colonies dressées à la conservation *in situ* de leur région initiale. De cette façon, Cumings (1912) a mis en évidence le bourgeonnement zoécial à partir de l'ancestrula chez divers Trépostomes paléozoïques et a rattaché définitivement cet ordre aux Bryozoaires. Il arrive que les tiges de Crinoïdes servent de support à des Trépostomes. Si le zoarium encercle complètement les articles, ce qui implique un encroûtement de la tige en position dressée, le Crinoïde était donc vivant. Si le zoarium entoure partiellement les articles, la tige peut avoir été encroûtée, le Crinoïde étant mort, avant dislocation plus complète. Parmi les Brachiopodes fossiles pourvus d'épizoaires, l'exemple de *Spinocyrtia iowensis* (Cedar Valley Limestone, Dévonien supérieur), devenu classique, correspond à un encroûtement surtout par des Bryozoaires sûrs (*Paleschara*) ou incertains (*Hederella*), survenu du vivant des coquilles (Ager, 1961). A cet égard, le Brachiopode actuel de Méditerranée occidentale *Grypheus vitreus* porte de la même manière des Bryozoaires épibiontes, mais plus diversifiés (d'Hondt, 1984 : 28).

Transport

Il existe de rares données chiffrées sur le transport des organismes actuels après leur mort. D'après la répartition de la faune marine que Cadée (1968) propose pour la Ria de Arosa (Galice), il apparaît que l'éloignement des fragments identifiables (Mollusques) de leur origine excède rarement 5 km. Quelques indications sur le transport de Bryozoaires actuels et paléozoïques peuvent cependant être fournies.

Bien que récoltés habituellement détachés de leur substrat et en fragments à l'exception des formes encroûtantes restées en position de vie, les Bryozoaires sont assez peu affectés par le transport après la mort des colonies. Les formes réticulées se réalisent parmi les Cryptostomes (Phylloporinides, Fénestellides), les Cyclostomes (*Reticrisina, Hornera, Frondipora*) et les Cheilostomes (Rétéporides). Elles se déposent parallèlement au fond, presque toujours face frontale sur le sédiment. Le transport a dû se faire le plus souvent face dorsale vers le haut, très probablement en liaison avec la position basse du centre de gravité. Les formes rameuses en ruban (bifoliées), présentes chez les Cryptostomes (Ptilodictyides), à

un degré moindre chez les Trépostomes et les Hexagonellides, puis chez les Cheilostomes, gisent à plat. Les formes rameuses cylindriques, courantes chez les Trépostomes, exclusives chez les Rhabdomésides, communes également chez les Cyclostomes et Cheilostomes, reposent allongées généralement, sans orientation préférentielle.

Les assemblages de Bryozoaires dans les sédiments actuels du delta du Rhône, que Lagaiij & Gautier (1965) ont analysés, constituent une accumulation sur place de zoaria morts plus ou moins fragmentaires. A cause du faible déplacement, les répartitions des types zoariaux en fonction de la profondeur reflètent donc celles des organismes vivants. Localement, comme en Manche occidentale où les courants sont pourtant forts, les colonies mortes de Bryozoaires peuvent être transportées, mais sur de courtes distances ; il en est ainsi pour les articles de *Cellaria* (Boillot, 1964 : 164). Les déplacements notoires communément observés concernent les colonies vivantes de la zone intertidale, rejetées à la grève, habituellement avec leur substrat (coquilles, thalles algaires ou petits galets) au cours de tempêtes.

Comme le Dévonien supérieur de New York a été peu marqué par les phénomènes orogéniques, il a été possible d'analyser le Genesee Group clastique du delta de Catskill sur une grande distance (200 km environ). Dans son étude paléoécologique, Thayer (1974*a* : 127) a reconnu que la faune n'y était généralement pas affectée par le transport post-mortem de manière significative, d'où l'intérêt de sa répartition depuis l'off-shore jusqu'au continental (fluviatile). Les Bryozoaires, à l'inverse des Brachiopodes, s'avèrent plus abondants dans l'avant-delta que sur la plate-forme (*ibid.* : 134). *Sulcoretepora*, forme rameuse en ruban, fréquente dans l'avant-delta, s'accommode moins bien que les formes rameuses cylindriques ou surtout que les formes rameuses encroûtantes des turbulences de la plate-forme (Thayer, 1974*b* : 891). Dans les couches carbonatées de la Bird Spring Formation (Carbonifère supérieur du Nevada), Wilson (1982 : 268) attribue à des courants modérés proches du fond le déplacement de Bryozoaires rameux détachés de leur substrat et retenus ensuite par des coquilles de Brachiopodes (*Derbya*), recouvertes de colonies de Bryozoaires et autres encroûtants assurant le piégeage.

TAPHOCŒNOSES ET BIOCŒNOSES

Taphocœnoses

A l'état fossile, les assemblages comme ceux de Méditerranée déjà cités (Lagaiij & Gautier, 1965) constituent des taphocœnoses. Beaucoup de gisements néogènes de la Téthys et de la Paratéthys représentent la transposition de ce modèle. La différence dans les taxa de Cheilostomes et de Cyclostomes relève davantage de causes climatiques que stratigraphiques.

Dans la Téthys, le Miocène supérieur des îles maltaises (Greensand et Upper Coralline Limestone) a fait l'objet d'une étude paléoécologique (Pedley, 1976). Les quatre assemblages identifiés, basés sur la forme zoariale, se trouvent liés à des environnements distincts par la sédimentation, la profondeur et l'hydrodynamique. Dans la Paratéthys, dont Rögl & Steiniger (1983) ont établi une synthèse stratigraphique et paléogéographique, la partie cen-

trale (Bassin de Vienne) a livré au Miocène (de l'Eggenburgien au Sarmatien) une faune de Bryozoaires, devenue classique. A l'Eggenburgien et au Badénien, elle se caractérise globalement par l'abondance des colonies et la variété des espèces. Si l'aspect systématique et stratigraphique en est assez bien connu à la suite de nombreux travaux comme ceux de Reuss (1848, ...), Bobies (1956, ...), David & Pouyet (1974) et Vavra (1977, ...), le contexte environnemental a été rarement abordé. Localement se sont formés de véritables assemblages de Bryozoaires dans un sédiment meuble ou peu cohérent. Leurs colonies peuvent soit représenter la quasi-totalité de la faune, soit être associées à des Brachiopodes ou plus souvent à des Mollusques.

Biocœnoses

Les biocœnoses selon la définition proposée par Husson (1970 *in* Daget & Godron, 1979 : 42) ou par Dodd & Stanton Jr (1981 : 384) pour l'Actuel subsistent exceptionnellement. Une communauté originelle ou biocœnose en se fossilisant se trouve, sauf cas d'espèce, amputée au mieux des organismes dépourvus de structures susceptibles de se conserver (Stanton Jr, 1976). Il convient par conséquent de considérer dans les communautés fossiles résiduelles (Fagerstom, 1964 : 1199), correspondant aux « life assemblages » de Boucot (1953 : 26), les zoaria presque complets ou encore demeurés *in situ*.

Assemblages paléozoïques

Les exemples choisis, représentatifs d'assemblages paléozoïques, proviennent de localités diverses allant de l'Ordovicien au Permien.

Ordovicien

Le faciès à Bryozoaires de la kuckersite (Kukruse, Viru Series) avait attiré l'attention de Bassler (1911) par la prédominance de quelques espèces dont *Pseudohornera bifida*, *Graptodictya bonnemai* et *Chasmatopora furcata* (pl. I, 1-3). Les colonies qu'elles soient respectivement rameuses, bifoliées ou réticulées se trouvent préservées suivant la stratification. Les grandes dimensions couramment observées témoignent d'un faible transport, en raison de la fragilité du zoarium notamment pour la forme réticulée. Les colonies ont été déposées en milieu calme, non loin de leur lieu de vie où l'arrachement au substrat a produit le détachement de leur base. Toots (1952 : 132), malgré l'abondance du matériel, avait déjà remarqué pour ces mêmes espèces l'extrême rareté des bases zoariales. Toutefois, il apparaît probable que les colonies aient utilisé comme support soit des éléments étrangers dans le sédiment alors meuble, soit d'autres colonies. La prédominance des Bryozoaires dans cette communauté ne doit pas faire négliger la faune associée qui comprend des Crinoïdes avec columnales en connexion (pl. I, 1) et des Brachiopodes avec valves entières (pl. I, 2).

Silurien

Dans les environs de Lockport (New York) le Rochester Shale (Clinton Group), d'âge niagarien, comporte un faciès à Bryozoaires connu depuis Bassler (1906). La diversité des espèces n'empêche pas la prépondérance de certaines comme *Diamesopora dichotoma* (pl. I, 4). Les colonies rameuses aussi bien que réticulées se pressent dans le plan de stratification. Les zoaria rameux les plus épais sont presque complets tandis que les plus fins et les réticulés sont fragmentaires. L'absence d'usure indique un transport limité. Les autres composantes de la faune, réduites en importance comme les Crinoïdes et les Brachiopodes, ont subi à l'égal de nombreux Bryozoaires une action hydrodynamique se traduisant par la dislocation des tiges chez les Crinoïdes et des cassures de valves chez les Brachiopodes. Dans cet environnement de plate-forme carbonatée clastique, localement argileuse, très riche en faune, d'aucuns ont vu des « patch-reefs » ; il n'y a cependant pas de constructions par les organismes comme dans la région des Grands Lacs à cette époque (Lowenstam, 1957).

Dévonien

Près de Crozon (massif Armoricain), il existe dans la formation des schistes et calcaires de l'Armorique (Praguien) un niveau riche en Bryozoaires. Il se caractérise par l'existence de Fénestellides conservées en position de vie appartenant au genre *Hemitrypa* (pl. I, 7) où les ondulations du zoarium infundibuliforme se discernent aisément, comme chez le Rétéporide actuel mentionné plus haut (pl. II, 8). Les formes rameuses associées, par contre, reposent suivant la stratification. Le maintien des formes réticulées *in situ* provient notamment d'une morphologie zoariale particulière. La base en manchon élargie proximalement offre une plus grande résistance à l'arrachement ; la présence de la superstructure, qui renforce le réseau zoarial limite l'effet de fragmentation. Une telle conservation nécessite également un faible courant, l'absence de turbulences et un enfouissement rapide dans la boue calcaire. Au Dévonien, des Fénestellides sont ainsi occasionnellement préservées. C'est le cas de *Semicoscinium winteri*, étudié à nouveau par Krausel (1953) dans l'Eifélien de l'Eifel, et de *Semicoscinium bugusunicum*, redécrit par Nekhoroshev (1948) dans le Frasnien de l'Altaï montagneux. La base s'y trouve consolidée par du tissu vésiculeux entre les branches ; le développement d'une carène sur les branches mime une superstructure du réseau zoarial. Ce type d'assemblage, tout à fait isolé dans le Synclinorium médian armoricain, représente une communauté particulière de plate-forme carbonatée, dépourvue de Brachiopodes, qui dominent ailleurs au même niveau (Babin & Racheboeuf, 1975).

Aux abords de Torquay (sud-est du Devon), dans le Daddyhole Limestone (Torquay Limestone Group), les lits carbonatés renferment une faune eifélienne. Un assemblage caractéristique comporte principalement des fragments de Fénestellides et des columnales éparses de Crinoïdes (pl. I, 8). Il s'y adjoint par places des Brachiopodes (Spiriférides surtout), des Rugueux solitaires (*Mesophyllum*), des Tabulés (Alvéolitides) et, dans un niveau équivalent, des Trilobites (Phacopides). Les Rugueux ont basculé dans le plan de stratification sous l'action de courants creusant le fond meuble. Une certaine turbulence a fragmenté les colonies de Bryozoaires et dissocié les columnales de Crinoïdes. S'ils ne se sont pas conservés en place pour beaucoup, les organismes ont vécu dans cet environnement peu pro-

fond de plate-forme carbonatée (SCRUTTON, 1977 : 183). Pour un tel assemblage, GOLDRING *in* MCKERROW (1978 : 136) admet dans sa reconstitution raisonnée une communauté.

Carbonifère

A proximité du District des Lacs dans le Yorkshire, la succession de Ravenstondale (Asbien ?) a livré une faune variée de Brachiopodes, Crinoïdes, petits Gastéropodes où dominent par endroits les Bryozoaires. Un assemblage typique comporte par ordre décroissant des Fénestellides, Rhomboporides, Hyphasmoporides et aussi des Trépostomes (pl. I, 9). Les colonies tant réticulées que rameuses s'empilent en lits. L'absence d'usure constatée sur les zoaria de Bryozoaires comme sur les columnales de Crinoïdes indique un faible déplacement même si l'agitation de l'eau suffisait à casser les Fénestellides et à isoler les columnales. Cette communauté vivait sur une plate-forme littorale abritée à sédimentation carbonatée finement détritique (TAYLOR *et al.*, 1981 : 250). De telles communautés, moins riches en Bryozoaires toutefois, se rencontrent fréquemment dans le Dinantien du Nord-Ouest européen.

Permien

En Thuringe, la célèbre faune du Zechsteinkalk (Permien supérieur) comporte des Brachiopodes (« *Richthofenia* », *Horridonia*...) Bivalves et Bryozoaires, nombreux mais peu diversifiés. A Pössneck dans un environnement considéré comme récifal (DREYER, 1961), les Bryozoaires, particulièrement abondants, appartiennent principalement aux Fénestellides (avec l'espèce dominante *Fenestella retiformis*) et aux Acanthocladiides (avec l'espèce dominante *Acanthocladia anceps*). Très fréquemment, les colonies de Fénestellides comme celles de *Fenestella retiformis* parviennent en position de vie, conservées avec leur squelette (pl. I, 10) ou en empreintes. En plus d'un enfouissement rapide par le sédiment calcaire avec un courant faible sans turbulences, une telle préservation s'explique par la configuration du réseau zoarial. Les branches serrées reliées entre elles par des dissépiments également rapprochés limitent des fénestrules aux dimensions très inférieures à celles de la plupart des espèces, ce qui assure une meilleure cohésion de l'ensemble et par là une résistance accrue aux agents physiques.

A la même époque se formait au nord-est de l'Angleterre le Middle Magnesian Limestone, partie la plus fossilifère de ce complexe récifal. Dans le Comté de Durham, le cœur du récif contient une faune dominée par les Bryozoaires réticulés qui assurent un rôle essentiel dans sa construction (SMITH, 1981). Un assemblage typique comprend surtout des formes réticulées comme *Synocladia virgulacea* (pl. I, 11) et diverses espèces de Fénestellides, mais aussi des formes rameuses comme *Acanthocladia anceps* et *Thamniscus dubius*. Les colonies réticulées sont conservées en position de vie, il arrive même que les colonies rameuses le soient aussi. En dehors des conditions favorisant la fossilisation, le zoarium chez *Synocladia virgulacea* voit sa cohésion augmentée par la fusion des branches secondaires en pinnae, plus larges que des dissépiments dont elles tiennent lieu. Des Brachiopodes notamment strophoménides dont *Horridonia horrida* et spiriférides, des Bivalves et des Gastéropodes constituent les autres éléments. Un tel assemblage correspond le mieux au concept de communauté fossile résiduelle.

CONCLUSIONS

L'augmentation constante des travaux dévolus aux Bryozoaires tend à leur assurer leur juste place dans la connaissance des communautés benthiques actuelles et fossiles. Cette étude a rappelé la vaste répartition présente des Bryozoaires tant géographique que bathymétrique et mis l'accent sur les rapports avec le substrat, essentiels chez des organismes fixés dans l'environnement de plate-forme en diverses modalités pour l'Actuel et le Passé géologique. Les types zoariaux d'abord définis chez les Bryozoaires cénozoïques et actuels se trouvaient déjà réalisés au Paléozoïque d'où l'apport fourni à l'évaluation des facteurs physiques régissant les milieux anciens.

Un aspect de la taphonomie relate la conservation potentielle du squelette zoarial en fonction de son degré de calcification, observée chez des formes actuelles représentatives. Un autre aspect concerne les effets du transport, notamment la fragmentation ayant affecté les colonies reposant dans le plan de stratification.

Selon les définitions admises, les Bryozoaires ne se rencontrent que dans les taphocœnoses, les biocœnoses étant rarissimes à l'état fossile. Les assemblages paléozoïques présentés en exemples s'inscrivent dans les modèles d'enfouissement en eau tranquille où, suivant les conditions, les colonies peuvent être ou non préservées en position de vie (Johnson, 1960). Malgré des incertitudes, ces assemblages permettent de reconstituer des communautés ; les plus proches des communautés originelles correspondent au milieu récifal.

Au Paléozoïque de nombreuses communautés benthiques depuis l'Ordovicien abondent en Brachiopodes. Leur dénomination rappelle l'espèce ou le groupe dominant. La définition des communautés de plate-forme au Llandovery par Ziegler *et al.* (1968) sert de référence. De par leur importance moindre, les Bryozoaires se prêtent plus difficilement à ce type d'analyse. Cependant des gisements particulièrement riches dans un contexte structural favorable peuvent conduire à la distinction d'associations basées sur les Bryozoaires seuls, comme dans le Wenlock de Gotland (Brood, 1976).

A la suite des auteurs soviétiques qui ont réparti les organismes benthiques actuels en groupes trophiques, Walker (1972) et Scott (1978) ont tenté une approche d'analyse trophique des communautés fossiles. Les Bryozoaires se rangent parmi les suspensivores de l'épifaune. Dans les communautés actuelles de plate-forme, ils vivent avec d'autres organismes suspensivores comme eux, détritivores ou prédateurs. Les données sur les communautés fossiles montrent des différences qui s'accentuent en remontant l'échelle stratigraphique car dépendantes de l'évolution des écosystèmes. Dans les communautés paléozoïques où vivaient préférentiellement les Bryozoaires, d'autres suspensivores représentent presque à eux seuls le reste de la faune : Brachiopodes (l'autre phylum de Lophophoriens) et Crinoïdes surtout, Bivalves et Coraux plus rarement.

Remerciements

Je remercie vivement J.-L. d'Hondt, Chargé de Recherche au CNRS (Muséum national d'Histoire naturelle, Paris), pour les déterminations de Bryozoaires actuels qu'il a effectuées ou confirmées et pour son apport constructif dans nos discussions. É. Buge, Directeur de Recherche au CNRS

(Muséum), a eu l'amabilité de me confier des Lunulitiformes fossiles et actuels ; il a également fait une lecture critique de mon manuscrit, dont j'ai bénéficié. D. Brice, Chargée de Recherche au CNRS (Polytechnicum de Lille), a eu la gentillesse de me suggérer des améliorations dans sa présentation formelle. Le Pr. E. Voigt (Université de Hambourg) a eu l'obligeance de me donner du matériel d'Estonie. C. Weber (Muséum) m'a fourni l'assistance technique pour les photos au microscope électronique à balayage et D. Serrette (Muséum) a tiré les autres clichés : je leur en sais gré.

RÉFÉRENCES

Ager, D. V., 1961. — The epifauna of a Devonian spiriferid. *Q. Jl geol. Soc. Lond.*, **117** (1) : 1-10.

Babin, C., & P. R. Racheboeuf, 1975. — Réflexions sur le benthos dévonien du Massif armoricain replacé dans le cadre de l'Europe occidentale. *Géobios*, Lyon, **8** (4) : 241-257.

Bassler, R. S., 1906. — The bryozoan fauna of the Rochester shale (Silurian). *Bull. U.S. geol. Surv.*, Washington, **292** : 1-137.

— 1911. — The early Paleozoic Bryozoa of the Baltic provinces. *Bull. U.S. natl. Mus.*, Washington, **77** : 1-382.

Bigey, F., 1977. — Morphologie et microstructure du squelette de Bryozoaires au microscope électronique à balayage : exemples fossiles et actuels. *Trav. Lab. Micropal. Univ. P. & M. Curie*, Paris, **7** : 189-216.

— 1980. — Bryozoaires et environnement récifal dans le Dévonien français. *Acta palaeont. pol.*, Varsovie, **25** (3/4) : 213-219.

— 1981. — Fénestellides paléozoïques et Rétéporides actuels (Bryozoaires). Convergence morphologique et analogie écologique. *Annls Paléont.* (Invert.), Paris, **67** (2) : 59-80.

— 1982. — Bryozoaires paléozoïques et actuels : morphologie et microstructure squelettiques (Trepostomida, Cyclostomida). *Bull. Soc. zool. Fr.*, Paris, **107** (2) : 297-306.

Bobies, C. A., 1956. — Bryozoenstudien I. Die Bryozoen fauna der Tortonen Strandbildingen von Kalksburg bei Wien. *Jb. geol. Bundesanst., Wien,* **99** (2) : 225-258.

Boillot, G., 1964. — Géologie de la Manche occidentale. *Annls Inst. océanogr., Monaco*, Paris, **42** (1) : 1-220.

Boucot, A. J., 1953. — Life and Death Assemblages Among Fossils. *Am. J. Sci.*, New Haven, **251** (1) : 25-40.

Brood, K., 1976. — Bryozoan palaeoecology in the Late Silurian of Gotland. *Palaeogeog., Palaeoclimat., Palaeoecol.*, Amsterdam, **20** (3) : 187-208.

Buge, E., 1975. — Distribution des bryozoaires lunulitiformes sur les côtes du Brésil. *In* S. Pouyet (Ed.) : « Bryozoa 74 ». *Docums Lab. Géol. Fac. Sci. Lyon*, H. S., **3** (2) : 439-448.

Cabioch, L., F. Gentil, R. Glacon & C. Retière, 1977. — Le macrobenthos des fonds meubles de la Manche : distribution générale et écologie. *In* « Biology of benthic organisms ». Pergamon Press, Londres : 115-128.

Cadee, G. C., 1968. — Molluscan biocoenoses and thanatocoenoses in the Ria de Arosa, Galicia, Spain. *Zool. Verh., Leiden*, **95** : 1-121.

Cook, P. L., 1963. — Observations on live lunulitiform zoaria of Polyzoa. *Cah. Biol. mar.*, Paris, **4** (4) : 407-413.

Cuffey, R. J., 1973. — Bryozoan distribution in the modern reefs of Eniwetok Atoll and the Bermuda Platform. *Pacif. Geol.*, Tokyo, **6** : 25-50.

— 1977. — Bryozoan contributions to reefs and bioherms through geologic time. *Am. Ass. Petr. Geol. Stud. Geol.*, Tulsa, **4** : 181-194.

CUFFEY, R. J., & F. K. MCKINNEY, 1982. — Reteporid cheilostome Bryozoans from the modern reefs of Enewetak Atoll, and their implications for paleozoic fenestrate Bryozoan paleoecology. *Pacif. Geol.*, Tokyo, **16** : 7-13.

CUMINGS, E. R., 1912. — Development and systematic position of the Monticuliporoids. *Bull. geol. Soc. Am.*, New York, **23** : 357-370.

DAGET, P., & M. GODRON, 1979. — Vocabulaire d'Écologie. 2e éd. Paris, Hachette, 300 p.

DAVID, L., & S. POUYET, 1974. — Révision des Bryozoaires cheilostomes miocènes du Bassin de Vienne, Autriche. *Docums Lab. Géol. Fac. Sci. Lyon*, **60** : 83-257.

DODD, J. R., & R. J. STANTON Jr, 1981. — Paleoecology, concepts and applications. New York, John Wiley & sons, i-xiv + 1-559.

DREYER, E., 1961. — Die Bryozoen des mitteldeutschen Zechsteins. *Freiberger ForscheHft.*, Berlin, **103** : 5-51.

FAGERSTROM, J. A., 1964. — Fossil communities in Paleoecology : their recognition and signifiance. *Bull. geol. Soc. Am.*, Boulder, **75** (11) : 1197-1216.

FUTTERER, D., & J. PAUL, 1976. — Recent and Pleistocene Sediments off the Istrian coast (Northern Adriatic, Yugoslavia). *Senckenberg. marit.*, Francfort/Main, **8** : 1-21.

GAUTIER, Y. V., 1959. — Sur quelques cas d'épibiose : Bryozoaires sur *Leptometra. Recl. Trav. Stn. mar. Endoume*, Marseille, **26** (16) : 143-148.

— 1962. — Recherches écologiques sur les Bryozoaires cheilostomes en Méditerranée occidentale. *Recl. Trav. Stn. mar. Endoume*, Marseille, **38** (24) : 1-434.

GREELEY, R., 1967. — Natural orientation of lunulitiform bryozoans. *Bull. geol. Soc. Am.*, Boulder, **78** (9) : 1179-1182.

HALLECK, M. S., 1973. — Crinoids, hardgrounds, and community succession : The Silurian Laurel-Waldron contact in southern Indiana. *Lethaia*, Oslo, **6** (3) : 239-251.

HARMELIN, J. G., 1968. — Contribution à l'étude des Bryozoaires Cyclostomes de Méditerranée. Les *Crisia* des côtes de Provence. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 2e sér., **40** (2) : 413-437.

HOFFMEISTER, J. E., K. W. STOCKMAN, & H. G. MULTER, 1967. — Miami Limestone of Florida and its Recent Bahamian Counterpart. *Bull. Geol. Soc. Am.*, Boulder, **78** : 175-189.

HONDT, J. L. D', 1975. — Bryozoaires Cténostomes et Cheilostomes (Cribrimorphes et Escharellidae exceptés) provenant des dragages de la campagne océanographique Biaçores du « Jean-Charcot ». *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 3e sér., n° 299, Zool. 209 : 553-600.

— 1981. — Les Bryozoaires eurystomes abyssaux. *C. r. somm. Séanc. Soc. Biogéogr.*, Paris, **58** (1) : 30-48.

— 1984. — Bryozoaires épibiontes sur le Brachiopode articulé *Gryphus vitreus* (Born, 1778) en mer méditerranée occidentale (Corse). *Vie Milieu*, Paris, **34** (1) : 27-33.

HONDT, J. L. D', & T. J. M. SCHOPF, 1984. — Bryozoaires des grandes profondeurs recueillis lors des campagnes océanographiques de la Woods Hole Oceanographic Institution de 1961 à 1968. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4e sér., **6**, A (4) : 907-973.

JACKSON, J. B. C., & J. E. WINSTON, 1982. — Ecology of cryptic Coral Reef communities. I. Distribution and abundance of major groups of encrusting organisms. *J. exp. Mar. Biol. Ecol.*, Amsterdam, **57** : 135-147.

JOHNSON, R. G., 1960. — Models and methods for analysis of the mode of formation of fossil assemblages. *Bull. geol. Soc. Am.*, Boulder, **71** (7) : 1075-1086.

KRAUSEL, W., 1953. — *Cyclopelta winteri* (Bryozoa) aus dem Mittel-Devon der Eifel. *Senckenberg.*, Francfort/Main, **34** (1/3) : 43-52.

LAGAIIJ, R., 1953. — The vertical distribution of Lunulitiform Bryozoa of the Netherlands. *Meded. geol. Sticht.*, Maestricht. N. S., **7** : 13-19.

LAGAIIJ, R., & Y. GAUTIER, 1965. — Bryozoan assemblages from marine sediments of the Rhône delta, France. *Micropaleontology*, New York, **11** (1) : 39-58.

LAWRENCE, R. D., 1968. — Taphonomy and information losses in fossil communities. *Bull. geol. Soc. Am.*, Boulder, **79** (10) : 1315-1330.

— 1971. — The nature and structure of paleoecology. *J. Paleont.*, Tulsa, **45** (4) : 593-607.

LIDDELL, W. D., & C. E. BRETT, 1979. — Calyces of *Eucalyptocrinites* species as habitat island in the Silurian (Wenlockian) Waldron Shale. *Abstr. Prog. geol. Soc. Am.*, Boulder, **11** (5) : 234.

LIDDELL, W. D., & C. E. BRETT, 1982. — Skeletal overgrowths among epizoans from the Silurian (Wenlockian) Waldron Shale. *Paleobiol.*, Chicago, **8** (1) : 67-78.

LOWENSTAM, H. A., 1957. — Niagaran Reefs of the Great Lakes area. *In* : H. S. LADD (Ed.), Treatise of marine ecology and paleoecology, 2. *Mem. geol. Soc. Am.*, Boulder, **67** (2) : 215-248.

MCKERROW, W. S. (Ed.), 1978. — The ecology of fossils. Londres, Duckworth, 384 p.

MARCUS, E., & E. MARCUS, 1962. — On some lunulitiform Bryozoa. *Bolm Fac. Filos. Ciênc. Univ. S Paulo*, **261** (Zool. 24) : 281-324.

NEKHOROSHEV, V. P., 1948. — Les Bryozoaires dévoniens de l'Altaï. Paléontologie de l'U.R.S.S., Ed. Nauka, Moscou, **3** (2, 1) : 1-172. En Russe.

PEDLEY, H. M., 1976. — A palaeoecological study of the Upper Coralline Limestone, *Terebratula — Aphelesia* Bed (Miocene, Malta) based on bryozoan growth-form studies and brachiopod distributions. *Palaeogeog., Palaeoclimat., Palaeoecol.*, Amsterdam, **20** (3) : 209-234.

PÉRÈS, J. M., & J. PICARD, 1964. — Nouveau manuel de bionomie benthique de la mer méditerranée. *Recl. Trav. Stn. mar. Endoume*, Marseille, **31** (47) : 1-137.

POHOWSKY, R. A., 1978. — The boring Ctenostomate Bryozoa : taxonomy and paleobiology based on cavities in calcareous substrata. *Bull. Am. Paleont.*, Ithaca, **73** (301) : 1-192.

POUYET, S., & L. DAVID, 1981. — Une application de la méthode d'approche du paléoenvironnement (paléoclimatologie marine et mobilité continentale) basée sur les Bryozoaires fossiles. *Bull. Soc. géol. Fr.*, Paris, 7e sér., **23** (2) : 169-174.

ROGL, F., & F. F. STEINIGER, 1983. — Vom Zerfall der Tethys zu Mediterran und Paratethys. Die neogene Palögeographie und Palinspastik-mediterranen Raumes. *Annln naturh. Mus. Wien*, **85**, A : 135-163.

REUSS, A. E., 1848. — Die fossilen Polyparien des Wiener Tertiärbeckens. *Naturw. Abh.*, Vienne, **2** : 1-109.

RYLAND, J. S., 1970. — Bryozoans. Londres, Hutchinson Univ. Library, 175 p.

RYLAND, J. S., & P. J. HAYWARD, 1977. — British Anascan Bryozoans. *Syn. Brit. Fauna (N. S.)*, Londres, Academic Press, **10** : 1-188.

SCHOPF, T. J. M., 1969*a*. — Geographic and depth distribution of the phylum Ectoproct from 200 to 6.000 m. *Proc. Am. phil. Soc.*, Philadelphie, **113** (6) : 464-474.

— 1969*b*. — Paleoecology of Ectoprocts (Bryozoans). *J. Paleont.*, Tulsa, **43** (2) : 234-244.

— 1974. — Ectoprocts as associates of coral reefs : St Croix ; U.S. Virgin Islands. *Proc. Second int. Symp. coral reefs*, The Great Barrier Reef Committee, Brisbane, **1** : 353-356.

— 1979. — The role of biogeographic provinces in regulating marine faunal diversity through geologic time. *In* : J. GRAY & J. BOUCOT (Ed.), Historical biogeography, plate tectonics, and the changing environment. Oregon State University, Corvallis. 449-457.

SCOTT, R. W., 1978. — Approaches to trophic analysis of paleocommunities. *Lethaia*, Oslo, **11** (1) : 1-14.

SCRUTTON, C. T., 1977. — Facies variations in the Devonian limestones of eastern South Devon. *Geol. Mag.*, Londres, **114** : 165-195.

SMITH, D. B., 1981. — The Magnesian Limestone Reef Complex of North-eastern England. *In* : D. F. TOOMEY (Ed.), European Fossil Reef Models. SEPM Spec. Publ., Tulsa, **30** : 161-186.

STACH, L. W., 1936. — Correlation of zoarial form with habitat. *J. Geol.* Chicago, **44** (1) : 60-65.

STANTON Jr, R. J., 1976. — The relationship of fossil communities to the original communities of living organisms. *In* : R. W. SCOTT & R. R. WEST (Ed.), Structure and classification of paleocommunities. Dowden, Hutchinson & Ross, Stroudsburg, 107-142.

STANTON Jr, R. J., & J. R. DODD, 1976. — The application of trophic structure of fossil communities in paleoenvironment reconstruction. *Lethaia*, Oslo, **9** (4) : 327-342.

TAYLOR, P. D., G. P. LARWOOD, & P. S. BALSON, 1981. — Some British field localities with fossil Bryozoa. *In* : G. P. LARWOOD & C. NIELSEN (Ed.), Recent and Fossil Bryozoa. Olsen & Olsen, Fredensborg, 249-262.

THAYER, C. W., 1974*a*. — Marine paleoecology in the Upper Devonian of New York. *Lethaia*, Oslo, **7** (2) : 125-155.

— 1974*b*. — Substrate specificity of Devonian epizoa. *J. Paleont.*, Tulsa, **48** (5) : 881-894.

TOOTS, H., 1952. — Bryozoen des estnischen Kuckersits. *Mitt. geol. St. Inst. Hamb.*, Hambourg, **21** : 113-137.

VAVRA, N., 1977. — Catalogus Fossilium Austriae. H. Vb/3 : Bryozoa tertiaria. *Öster. Akad. Wiss.*, Vienne, 1-210.

WALKER, K. R., 1972. — Trophic analysis : a method for studying the function of ancient communities. *J. Paleont.*, Tulsa, **46** (1) : 82-93.

WASS, R. E., J. R. CONNOLY, & R. J. MCINTYRE, 1970. — Bryozoan carbonate sand continuous along southern Australia. *Mar. Geol.*, Amsterdam, **9** (1) : 63-73.

WILSON, M. A., 1982. — Origin of brachiopod-bryozoan assemblages in an Upper Carboniferous limestone : importance of physical and ecological controls. *Lethaia*, Oslo, **15** (3) : 263-273.

WOLFF, T., 1960. — The hadal community, an introduction. *Deep Sea Res.*, Londres, **6** : 95-124.

ZIEGLER, A. M., L. R. M. COCKS, & R. K. BAMBACH, 1968. — The composition and structure of Lower Silurian marine communities. *Lethaia*, Oslo, **1** (1) : 1-27.

PLANCHE I

1-3 — Faciès à Bryozoaires de la kuckersite. Ordovicien moyen : Kukruse (Viru Series). Käva (Estonie).
1 : Plaquette à Bryozoaires et Crinoïde. *Pseudohornera bifida* (Eichwald, 1860) (Phylloporinidae, Phylloporinina, Cryptostomida). Colonie dressée, fragment de zoarium rameux (a) : face dorsale (× 2).
2 : Plaquette à Bryozoaires et Brachiopode (Orthide). *Graptodictya bonnemai* Bassler, 1911 (Escharoporidae, Ptilodictyina, Cryptostomida). Colonie dressée, fragment de zoarium bifolié (a) (× 2).
3 : Plaquette à Bryozoaires. *Chasmatopora furcata* (Eichwald, 1860) (Chasmatoporidae, Phylloporinina, Cryptostomida)). Colonie dressée, fragment de zoarium réticulé (a) : face dorsale (× 1).

4 — Plaquette à Bryozoaires. Silurien moyen (Niagarien) : Rochester Shale (Clinton Group). Lockport (N. Y.).
Fénestellide (Fenestellidae, Fenestellina, Cryptostomida). Colonie dressée, fragment de zoarium réticulé (a) : face dorsale.
Diamesopora dichotoma Hall, 1852 (Fistuliporidae, Fistuliporina, Cystoporida). Colonie dressée, fragment de zoarium rameux (b) (× 5).

5 — Colonie encroûtante, en position de vie. Silurien moyen (Niagarien) : Waldron Shale (Clinton Group). Waldron (Indiana).
Céramoporide (Ceramoporidae, Ceramoporina, Cystoporida). Zoarium (a) et son substrat : bras transversalement cassé du Crinoïde *Eucalyptocrinites crassus* (× 5).

6 — Colonie encroûtante, en position de vie. Dévonien inférieur : Formation des Marettes (Emsien). Gahard (massif Armoricain).
Fistulipora cf. *trifoliata* Schluter, 1885 (Fistuliporidae, Fistuliporina, Cystoporida). Zoarium (a) en section avec reprises de croissance, et son substrat : un galet (× 2).

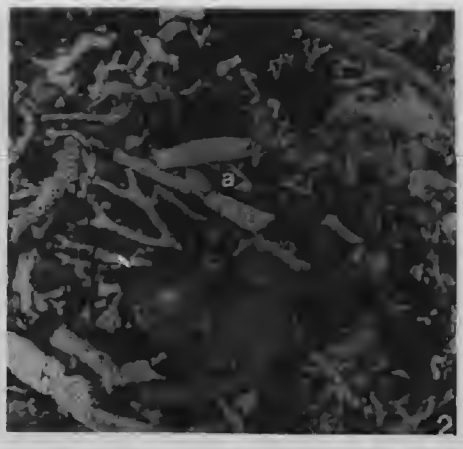
7 — Colonie dressée, en position de vie. Dévonien inférieur : formation des schistes et calcaires de l'Armorique (Praguien). Crozon (massif Armoricain).
Hemitrypa sp. (Fenestellidae, Fenestellina, Cryptostomida). Zoarium réticulé, infundibuliforme : face dorsale (a) en position interne, superstructure (b) en position externe (× 2).

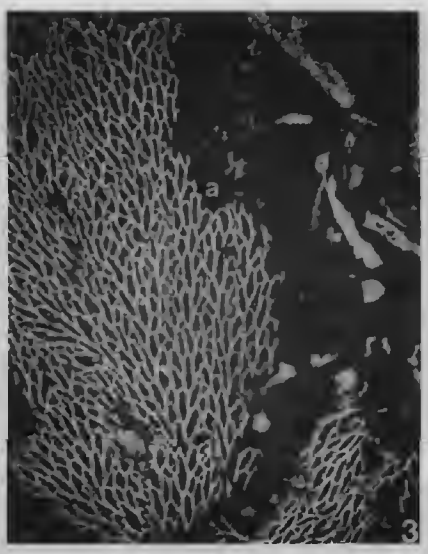
8 — Plaquette à Bryozoaires et Crinoïdes. Dévonien moyen (Eifélien) : Daddyhole Limestone (Torquay Limestone Group). Torquay (S. Devon).
Fénestellide. (Fenestellidae, Fenestellina, Cryptostomida). Colonie dressée, fragments de zoarium réticulé (a) : face dorsale (× 5).

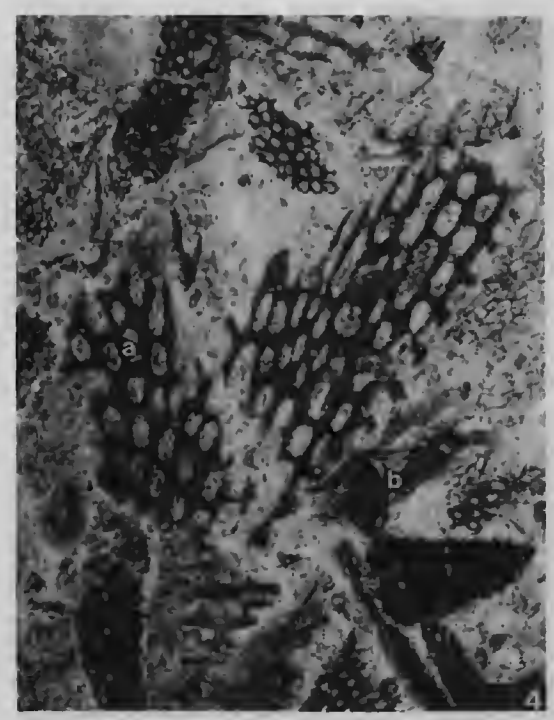
9 — Plaquette à Bryozoaires, Crinoïdes et Brachiopodes. Carbonifère inférieur : Ravenstonedale Succession (Asbien ?). Ravenstonedale (Yorkshire).
Fénestellide. (Fenestellidae, Fenestellina, Cryptostomida). Colonie dressée, fragments de zoarium réticulé (a) : face dorsale.
Rhomboporide. (Rhomboporidae, Rhabdomesina, Cryptostomida). Colonie dressée, fragment de zoarium rameux (b).
Hyphasmoporide. (Hyphasmoporidae, Rhabdomesina, Cryptostomida). Colonie dressée, fragment de zoarium branchu (c).
Trépostome ; colonie encroûtante, fragment de zoarium (d) (× 5).

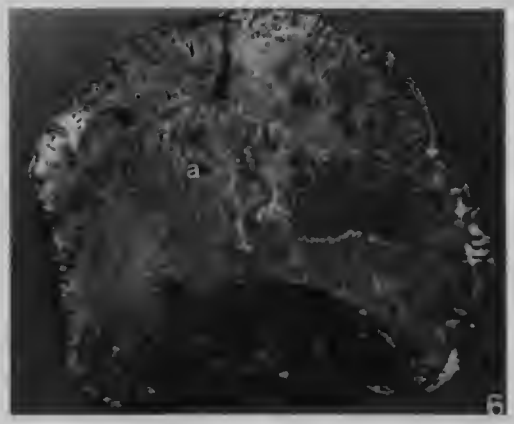
10 — Colonie dressée, conservée en position de vie. Permien supérieur : Zechsteinkalk. Pössneck (Thuringe).
Fenestella retiformis (Schlotheim, 1817) (Fenestellidae, Fenestellina, Cryptostomida). Zoarium réticulé, infundibuliforme : face frontale (a) en position externe (× 1).

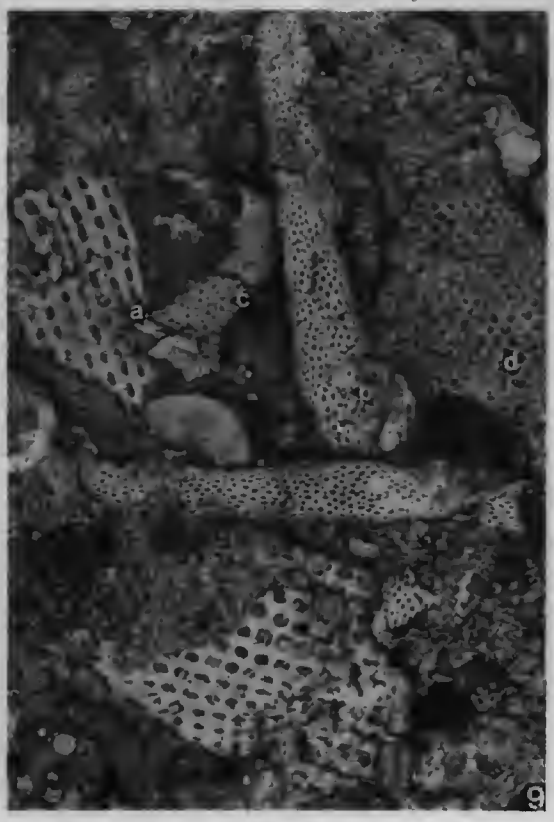
11 — Colonie dressée, conservée en position de vie. Permien supérieur : Middle Magnesian Limestone. Seaham (Co Durham).
Synocladia virgulacea (Phillips, 1829) (Septoporidae, Fenestellina, Cryptostomida). Zoarium réticulé, infundibuliforme : fragment, face dorsale (a) en position externe (× 1).











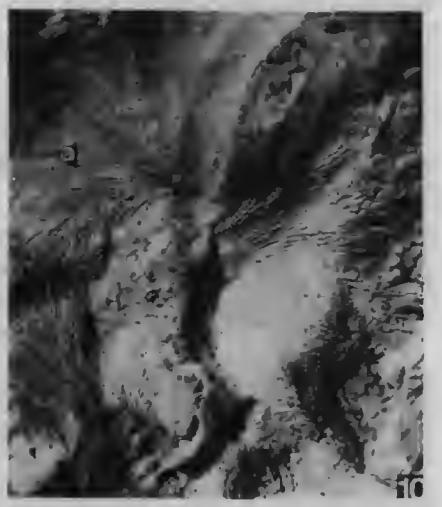


PLANCHE I

PLANCHE II

1 et 2 — Colonie libre, lunulitiforme. *Discoporella umbellata* (Defrance, 1823) (Calpensiidae, Anascina, Cheilostomida), Thenay (Touraine), Miocène (Helvétien) : 1, face frontale (× 3) ; 2, face dorsale (× 3).

3 et 4 — Colonie libre, lunulitiforme. *Discoporella umbellata* (Defrance, 1823) (Calpensiidae, Anascina, Cheilostomida), Atlantique, SW Sierra Leone, St 166 (81 m), Récent : 3, face frontale (× 5) ; 4, face dorsale (× 5).

5 — Colonie dressée, flexible, cellulariforme. *Bugula turbinata* Alder, 1857 (Bugulidae, Anascina, Cheilostomida), Manche, baie de Morlaix, zone des marées, Récent : zoarium (× 1).

6 — Colonie dressée, flexible, flustriforme. *Flustra foliacea* (Linné, 1758) (Flustridae, Anascina, Cheilostomida), Manche, baie de Seine, 20-40 m, Récent : zoarium et son substrat, le Bivalve *Chlamys (Aequipecten) opercularis* (× 1).

7 et 8 — Colonie dressée, rigide, rétéporiforme. *Sertella septentrionalis* Harmer, 1933 (Sertellidae, Ascophorina, Cheilostomida), Adriatique, Rovinj (Istrie), 8 m, Récent : 7, vue latérale du zoarium, face dorsale (a) en position externe (× 1) ; 8, vue supérieure du zoarium, face frontale (b) en position interne (× 1).

9 — Colonie encroûtante, celléporiforme. *Turbicellepora* sp. (Celleporidae, Ascophorina, Cheilostomida), Adriatique, Rovinj (Istrie), 30 m, Récent : zoarium (a) et son substrat, une épine du Gastéropode *Murex brandaris* (× 1).

10 — Colonie encroûtante, membraniporiforme A. *Reptadeonella violacea* (Johnston, 1847) (Adeonidae, Ascophorina, Cheilostomida), Adriatique, Piran (Istrie), 25 m, Récent : zoarium (a) et son substrat, la coquille du Gastéropode *Murex trunculus* ; Bryozoaire fixé sur le Gastéropode de son vivant, opercule (b) isolé lors de la préparation (× 1).

11 — Colonie encroûtante, celléporiforme. *Rhynchozoon neapolitanum* Gautier, 1961 (Sertellidae, Ascophorina, Cheilostomida), Adriatique, Rovinj (Istrie), 30 m, Récent : zoarium (a) et son substrat, la coquille du Gastéropode *Murex trunculus* ; Bryozoaire fixé sur le Gastéropode après sa mort, coquille usée et attaquée par des perforants (× 1).

12 — Colonie encroûtante, membraniporiforme A. *Parasmittina jeffreysi* (Norman, 1876) (Smittinidae, Ascophorina, Cheilostomida), Atlantique, Buzzards Bay, Woods Hole (Ma), 15 m, Récent : zoarium (a) et son substrat, la coquille du Bivalve *Ensis directus* ; Bryozoaire fixé sur le Bivalve après sa mort, développé sur les faces externe et interne de la valve (× 2).

13 — Colonie encroûtante, membraniporiforme A. *Schizoporella longirostris* Hincks, 1886 (Schizoporellidae, Ascophorina, Cheilostomida), Adriatique, Piran (Istrie), 25 m, Récent : zoarium (a) et son substrat, la coquille d'un Bivalve ostréidé ; Bryozoaire fixé sur le Bivalve après sa mort, coquille usée et localement dissoute (× 1).

14 — Colonie encroûtante et dressée, celléporiforme. *Turbicellepora coronopus* (Wood, 1844), Adriatique, Rovinj (Istrie), 30 m, Récent : zoarium (a) et son substrat, la tunique d'un Ascidiacé ; Bryozoaire fixé sur l'Ascidiacé de son vivant ; Ascidiacé lui-même fixé sur la coquille vide du Bivalve *Arca (Arca) noae* (× 1).

PLANCHE II

PLANCHE III

1 — Colonie dressée de type articulé, flexible, cellariiforme, peu calcifiée. *Crisia ramosa* Harmer, 1891 (Crisiidae, Articulina, Cyclostomida), Adriatique, Piran (Istrie), 30-40 m, Récent : fragment de zoarium : tubes autozoéciaux et gonozoécies (a) (× 30).

2 — Colonie rampante puis dressée de type pustuloporien, rigide, vinculariiforme, calcifié. *Entalophoroecia* sp. (Diaperoeciidae, Tubuliporina, Cyclostomida), Adriatique, Piran (Istrie), 30-40 m, Récent : fragment de zoarium : tubes autozoéciaux, pas de gonozoécies (× 15).

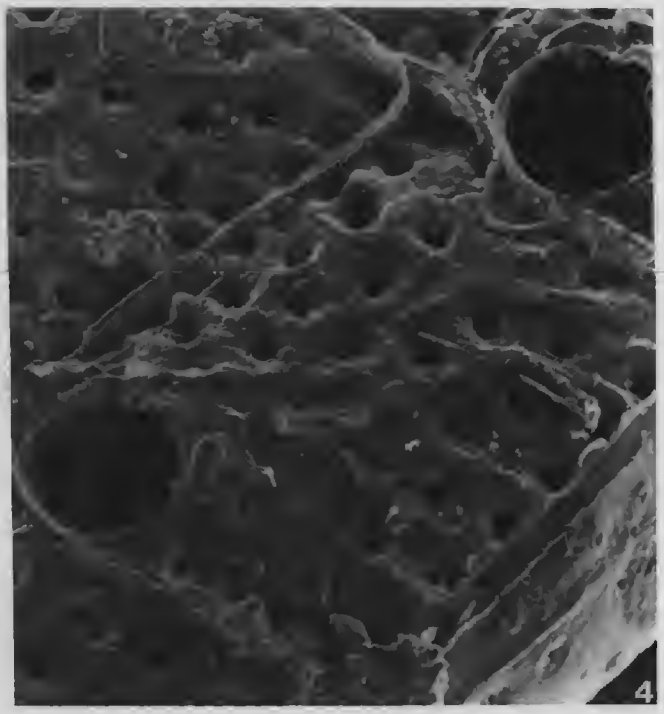
3 — Colonie encroûtante de type discoïde, membraniporiforme A, calcifiée. *Plagioecia patina* (Lamarck, 1816) (Diastoporidae, Tubuliporina, Cyclostomida), Adriatique, Piran (Istrie), 30-40 m, Récent : fragment de zoarium : lame marginale et tubes autozoéciaux (× 45).

4 — Colonie encroûtante, membraniporiforme A, calcifiée. *Schizobrachiella sanguinea* (Norman, 1868) (Schizoporellidae, Ascophorina, Cheilostomida), Adriatique, Piran (Istrie), 30-40 m, Récent : fragment de zoarium : autozoécies typiques (× 100).

5 — Colonie dressée, flexible, cellariiforme, peu calcifiée. *Caberea boryi* (Audouin, 1826) (Scropucellariidae, Anascina, Cheilostomida), Adriatique, Piran (Istrie), 30-40 m, Récent : fragment du zoarium : face frontale avec autozoécies ovicellées et setae vibraculaires (× 150).

6 et 7 — Colonies encroûtantes, membraniporiformes A, calcifiées. *Reptadeonella violacea* (Johnston, 1847) (Adeonidae, Ascophorina, Cheilostomida), Adriatique, Piran (Istrie), 30-40 m, Récent : 6, jeune zoarium entier : ancestrula (a) et 3 autozoécies ancestrulaires (× 100) ; 7, fragment du zoarium, autozoécies typiques (× 30).

8 — Colonie encroûtante, membraniporiforme A, *Parasmittina jeffreysi* (Norman, 1876) (Smittinidae, Ascophorina, Cheilostomida), Atlantique, Buzzards Bay, Woods Hole (Ma), 15 m, Récent : fragment du zoarium (a), fixation sur le Bivalve *Ensis directus* (cf. pl. II, 12) et encroûtement par un jeune Scléractiniaire caryophyllide (× 30).



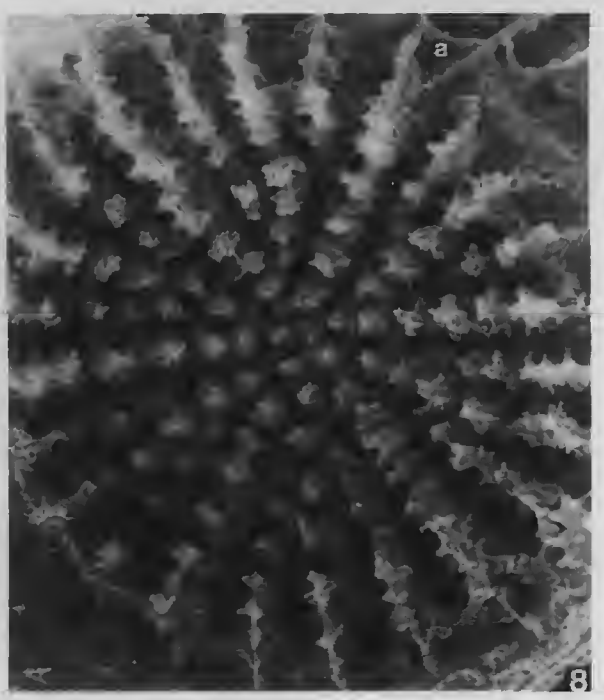


PLANCHE III

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **8**, 1986,
section C, n° 2 : 219-230.

Réflexions sur les biocénoses et paléobiocénoses en milieu récifal (Messinien d'Algérie)

par Christian Chaix, Pierre Moissette et Jean-Paul Saint Martin

Résumé. — L'étude des affleurements récifaux messiniens d'Oranie, et plus particulièrement des peuplements des substrats durs coralliens, permet de mettre en évidence les possibilités et les limites des reconstitutions paléoécologiques à partir de matériel conservé en place. L'accent est mis sur les différents processus amenant la disparition ou le biaisage de l'information.

Abstract. — The study of Messinian reef outcrops in Oranie, with a particular emphasis on organisms dwelling coral hard substrates, allows to sketch out the possibilities and limits of a paleoecological reconstruction out of well preserved " in situ " material. Stress is put on various processes that eliminate partially or wholly genuine data.

Mots-clés. — Biocénoses, paléobiocénoses, taphonomie, récifs, substrat dur, Messinien, Algérie.

C. Chaix, *Muséum national d'Histoire naturelle, Institut de Paléontologie, 8, rue Buffon, 75005 Paris, France.*
P. Moissette, *Centre de Paléontologie stratigraphique et Paléoécologie associé au CNRS (UA 11), Université Claude Bernard (LYON I), 27-43, Bd du Onze-Novembre, 69622 Villeurbanne cedex, France, et Université d'Oran, Département de Géologie, B.P. 16, Es Senia (Oran), Algérie.*
J.-P. Saint Martin, *École Normale Supérieure de Fès, route de Bensouda, Fès, Maroc.*

Introduction

De par sa structure d'ensemble, son mode de formation, son devenir, un système récifal fossile se prête particulièrement bien à l'étude des relations entre biocénoses et taphocénoses, tout au moins lorsque la diagenèse n'oblitère pas de manière trop prononcée l'information paléontologique. En effet, le bâti corallien, caractérisé par son architecture, sa densité, sa cohésion, est fixé dès son implantation en un lieu donné et ne subit que partiellement déplacements et remaniements, favorisant ainsi le piégeage sur place des restes d'un grand nombre d'organismes.

Il nous a donc paru intéressant d'exploiter ces potentialités en s'appuyant sur l'analyse d'un exemple bien défini et de proposer quelques réflexions inspirées par l'examen des résultats qualitatifs et quantitatifs obtenus.

Le milieu récifal constituant un complexe biocénotique très diversifié, nous n'envisagerons qu'une seule de ses biocénoses constitutives, caractéristique et relativement bien délimitée, celle des substrats durs coralliens, qui est généralement bien représentée dans les affleurements et se compose de nombreux organismes restés en connexion avec les Madréporaires.

Cela implique, quelle que soit l'allure de la trame récifale, de prendre en considération :

— les peuplements en contact direct avec le substrat corallien (épifaune et endofaune) ;

— les peuplements cavitaires des anfractuosités et des fissures ménagées dans les colonies ou entre les colonies rapprochées.

Les travaux effectués sur le contenu paléontologique des récifs messiniens d'Oranie nous permettent d'aborder favorablement l'étude envisagée plus haut (Moissette, 1984, 1985 ; Moissette et Saint Martin, 1982*a*, 1982*b* ; Saint Martin, 1982, 1984 ; Saint Martin *et al.*, 1983, 1985). Ajoutons qu'il s'agit de Miocène terminal, donc de dépôts relativement récents, renfermant de nombreux genres et espèces encore actuels, ce qui constitue un facteur favorable à des comparaisons le plus souvent justifiables.

I. LE MESSINIEN RÉCIFAL D'ORANIE OCCIDENTALE

Les récifs coralliens du Messinien présentent en Oranie une grande extension et de nombreux affleurements ont déjà été décrits dans cette région (fig. 1).

Dans les environs de Souk el Khemis, en bordure des Traras, et dans les Sebaa Chioukh, les calcaires construits occupent les sommets de plusieurs crêtes. Ils sont édifiés pour une grande part par le Madréporaire *Porites lobatosepta* Chevalier, aux colonies dendroïdes ramifiées, associées à des colonies massives de *Tarbellastraea reussiana* (Milne-Edwards et Haime) et *Porites calabricae* Chevalier. On rencontre occasionnellement dans ces récifs trois autres genres de Madréporaires : *Defrancia* Alloiteau, *Paleoplesiastraea* Chevalier et *Siderastraea* de Blainville (Saint Martin *et al.*, 1983).

Dans d'autres gisements (plateau de Sidi Safi, flanc sud des monts du Tessala,...), les *Tarbellastraea reussiana* forment l'armature de récifs de plate-forme aux dimensions variables. Ces colonies y sont le plus souvent en forme de piliers et ne laissent que fort peu de place entre elles pour le remplissage.

Enfin, les récifs frangeants du flanc nord des monts du Tessala sont édifiés par des *Porites* Link qui forment un réseau si dense qu'on ne peut reconnaître la morphologie originelle des colonies. Dans ce cas, le remplissage est très réduit.

Sur le flanc sud du Djebel Murdjadjo, les effets de la diagenèse sont tellement accentués qu'on ne retrouve guère que les moules en creux des colonies dendroïdes de *Porites*, le sédiment de remplissage étant transformé en un calcaire très compact. De ce point de vue, les récifs de Souk el Khemis et des Sebaa Chioukh, implantés en milieu à apports vaseux relativement importants, avant, pendant et après leur développement, moins affectés par les processus diagénétiques, fournissent un matériel tout à fait propice à notre étude.

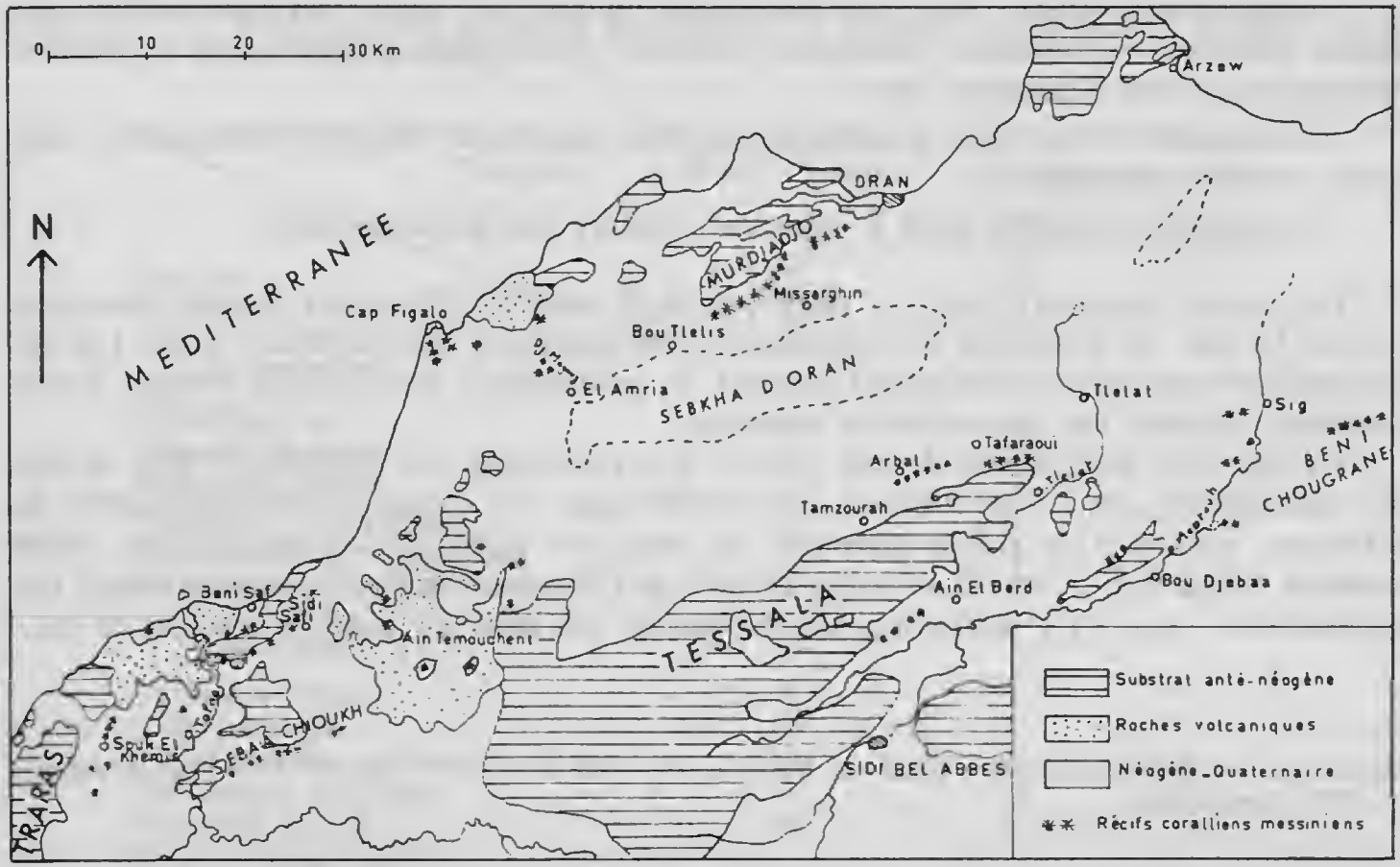


FIG. 1. — Carte de situation des affleurements récifaux messiniens et des gisements étudiés.
Location map of the Messinian reef outcrops and sample localities.

II. LA PALÉOBIOCÉNOSE

1. Caractérisation

En reprenant la formulation de J.-C. GALL (1976), nous admettrons que « les associations d'organismes fossiles ayant vécu sur le lieu de leur enfouissement à un moment donné peuvent être qualifiées de paléobiocénoses ». Remarquons que, dans le cas des récifs et plus particulièrement en ce qui concerne les peuplements de substrat dur corallien considérés, il faut entendre par « moment » des durées variables et peut-être parfois assez longues, pendant lesquelles se sont accumulés les restes d'organismes, provoquant des concentrations de fossiles correspondant à un nombre de générations indéterminé.

a — *Données fondamentales*

Elles sont fournies par les Madréporaires constructeurs et par les faunes et flores restées en connexion avec le bâti corallien. Trois cas sont à considérer :

— organismes sessiles, fixés par cimentation et plus ou moins largement adhérents : Algues calcaires encroûtantes, Annélides tubicoles, Bryozoaires (Cuffey, 1977), Bivalves (Ostreidae surtout), Balanidae, etc. ;

— organismes vivant dans le substrat corallien : endofaune (Bivalves perforants et cavitaires, certaines Annélides) ;

— organismes englobés dans le squelette corallien par bioimmuration.

Un premier inventaire peut à ce stade être établi pour les principaux groupes concernés. Suivant les cas, cet inventaire sera qualitatif, semi-quantitatif ou quantitatif (tabl. I et II). L'échantillonnage sera suffisamment extensif et systématique pour rendre compte le plus fidèlement possible des communautés présentes.

En fait, tout prélèvement devrait pouvoir être positionné très précisément dans le récif tant spatialement que temporellement, pour refléter ainsi les disparités observables entre les différentes parties d'un même gisement ou entre les divers affleurements d'un même ensemble récifal (tabl. I et II) et rendre compte de l'évolution des constructions depuis leur établissement. Cela n'est malheureusement possible que dans un nombre restreint de cas.

Tableau I. — Répartition des espèces de Bivalves. * : très rare ; ** : rare ; *** : peu abondant ; **** : abondant.

Espèces \ Gisements	Sebaa Chioukh	Souk el Khemis
Barbatia cf. *subhelbingi*	*	—
Barbatia barbata	*	*
Barbatia clathrata	—	*
Striarca lactea	*	*
Chlamys multistriata	***	*
Chlamys cf. *varia*	*	—
Chlamys seniensis	**	*
Chlamys linguafelis	*	*
Anomia ephippium rugulostriata	****	—
Lima lima	*	*
Limaria tuberculata	*	—
Pecten aduncus	*	—
Hinnites brussoni	*	—
Spondylus gaederopus	*	—
Hyotissa hyotis	****	*
Ostrea stentina	****	*
Ostrea lamellosa offreti	*	*
Gregariella coralliophaga	*	*
Botula cinnamomina	*	—
Lithophaga lithophaga	**	**
Jouannetia tournoueri	***	****
Petricola rupestris	*	—
Hiatella arctica	*	—

TABLEAU II. — Répartition des espèces de Bryozoaires. * : très rare ou rare (formes dressées) ; pourcentages (formes encroûtantes).

GISEMENTS / ESPÈCES	SEBAA CHIOUKH	SOUK EL KHEMIS	
		base	sommet
	%	%	%
CYCLOSTOMES			
Tubulipora sp.	1	—	—
Diaperoecia major	2	9	4
Plagioecia patina	—	4	4
Plagioecia cf. *sarniensis*	1	4	4
Lichenopora cf. *echinulata*	2	6	3
Lichenopora cf. *grignonensis*	2	0,5	0,5
CHEILOSTOMES			
Aplousina bobiesi	0,5	4	5
Antropora sp.	2	2	6
Tremogasterina catenularia	—	—	9
Onychocella angulosa	—	4	0,5
Calpensia nobilis	48	—	1
Scrupocellaria elliptica	—	—	*
Collarina sp.	—	8	—
Cribrilaria radiata	2	6	2
Figularia figularis	1	—	—
Chorizopora brongniarti	—	2	1
Umbonula monoceros	5	—	3
Schizoporella longirostris	10	7	2
Escharina vulgaris	3	12	30
Buffonellodes incisa	—	3	—
Schismoporella aculifera	7	—	—
Schizomavella linearis	7	—	0,5
Hippopleurifera sulcimargo	—	4	—
Hippodiplosia sp.	—	—	4
Microporella ciliata	1	3	5
Calloporina decorata	—	9	—
Schizotheca fissa	3	3	3
Sertella cellulosa	—	*	—
Cryptosula pallasiana	—	4	9
Celleporina costazi	3	6	4
Myriapora truncata	*	—	—

b — *Données complémentaires*

Elles proviennent de l'étude du sédiment de remplissage entre les colonies où se retrouvent les restes d'organismes arrachés au substrat corallien (tubes d'Annélides, fragments de Bivalves, Bryozoaires, Balanidae...) ou déposés après leur mort dans les anfractuosités

(Décapodes, Spongiaires...) et mélangés aux faunes des substrats meubles ainsi qu'éventuellement à des tests d'organismes planctoniques. Enfin, quelques informations supplémentaires peuvent être obtenues de l'examen prudent des sédiments péri-récifaux qui peuvent contenir des éléments du bâti.

2. Limites de l'étude — taphonomie

Outre les conditions diagénétiques variables d'un gisement à l'autre, l'examen de l'état de conservation des restes fossiles impose des limites à l'essai de reconstitution de la biocénose originelle.

a — *Dissolutions*

Elles affectent la plupart des tests mais à des degrés très différents, en fonction notamment de la minéralogie originelle. Ainsi, toutes les coquilles de Gastéropodes ont disparu et seuls restent quelques moules internes, d'ailleurs très probablement conservés sélectivement. Il en est de même pour de nombreux Bivalves dont ne subsistent que des moules internes et externes, ce qui rend les déterminations malaisées. Au contraire, les coquilles de Pectinidae, Ostreidae et Spondylidae demeurent généralement intactes. Pour les autres organismes, et notamment les Bryozoaires, l'importance des dissolutions est difficile à estimer mais il est certain que ce phénomène rend les attributions systématiques plus aléatoires et que quelques espèces ont dû disparaître par ce biais lors de la fossilisation.

b — *Recristallisations*

Celles-ci transforment plus ou moins profondément les squelettes et rendent difficiles ou même impossibles parfois les déterminations, par estompage ou destruction des microstructures (Scléractiniaires, Bryozoaires...) ou des macrostructures (Scléractiniaires).

c — *Usures et cassures*

Accentuées par la compaction au cours de la diagenèse, elles concernent pratiquement tous les restes d'organismes et entraînent des pertes d'information difficilement estimables mais néanmoins réelles.

d — *Bioérosion*

De nombreux organismes, par leurs activités (forage, broutage, excavation...), contribuent à la destruction ou tout au moins à la fragilisation des squelettes (Fischer, 1980 ; Warme, 1977).

e — *Vannage*

Les restes de petite taille, légers, sont plus facilement entraînés au loin que les tests plus denses et certains taxons disparaîtront de ce fait plus ou moins complètement des annales

paléontologiques de certains gisements. C'est le cas, dans nos affleurements, des Bryozoaires appartenant aux formes érigées qui sont très rares, alors que les formes encroûtantes sont bien représentées. La fossilisation différentielle intervient ici, les courants emportant et détruisant une certaine proportion des colonies, en particulier celles qui ne sont fixées que par une faible partie de leur squelette. Ce phénomène doit également intervenir pour tous les organismes de petite taille et/ou fragiles ainsi que pour les stades juvéniles.

f — *Fréquence des organismes dans la biocénose originelle*

Notons que, toutes proportions gardées, plus un taxon fossilisable est abondant au départ (fréquence, biomasse) plus il a de chances d'être conservé au cours de l'enfouissement, et que les restes d'organismes qui nous parviennent correspondent généralement à des espèces quantitativement caractéristiques, donc importantes pour la reconstitution de la biocénose originelle.

g — *Conclusion*

L'ensemble de ces processus a pour conséquence une conservation sélective des tests et conduit à un biaisage de l'information recueillie, dans la mesure où l'importance de certains taxons risque d'être exagérée ou au contraire sous-estimée. Un simple examen taphonomique permet donc de comprendre que la paléobiocénose retrouvée ne donne qu'une image assez déformée et imprécise de la biocénose originelle, remarque considérablement aggravée si l'on fait intervenir la non-conservation de tous les organismes à corps mou ou à squelette non minéralisé (chitineux, corné...).

III. VERS LA BIOCÉNOSE ORIGINELLE

Quels sont maintenant les moyens nous permettant de compenser les pertes d'information mises en évidence ? Comment, à partir de la paléobiocénose caractérisée précédemment, se rapprocher de la biocénose originelle ? Deux voies complémentaires s'ouvrent à nous.

Une première approche consiste à réunir des données paléoécologiques supplémentaires, d'ordre général, permettant d'avoir une idée des organismes disparus mais dont la présence est inférée.

Certains peuvent être déduits des interactions écologiques : trophisme (Pérès et Picard, 1969), commensalisme, parasitisme... Ainsi, des Gastéropodes herbivores saxicoles (*Haliotis, Nerita*) supposent la présence d'un tissu d'Algues micro- ou macroscopiques ; un Gastéropode carnivore comme *Trivia* s'attaque souvent aux Ascidies...

D'autres organismes sont quasi obligatoires et/ou très fréquents dans les milieux récifaux et les substrats durs en général : Bactéries, Algues, Actiniaires et Alcyonaires, Annélides diverses, Crustacés (Frost, 1977 ; Grassle, 1973 ; Lewis, 1965 ; Patton, 1976).

Il convient donc à ce stade de tenter des extrapolations, qui sont autant de sources possibles d'erreurs. Les résultats obtenus s'expriment généralement en taxons d'ordre supérieur

(genre au minimum). On reconstitue ainsi en quelque sorte une « paléobiocénose améliorée », mais qui ne fournit qu'un reflet encore assez imprécis de la biocénose d'origine.

Une autre démarche, envisageable pour des récifs néogènes, consiste à rechercher des équivalents dans les milieux récifaux actuels, sinon par le détail des espèces, du moins par leur composition globale et par la répartition et l'écologie des taxons communs.

De nombreux critères de comparaison sont à prendre en considération : type de récif (morphologie), constructeurs, zonation, indicateurs paléoécologiques (température, qualité des eaux, sédimentation...).

On dépasse alors obligatoirement le cadre qui paraissait assez limité et circonscrit du seul biotope « substrat dur corallien ». Il y a là un changement d'échelle indispensable qui, cependant, ne permet pas une identité absolue mais seulement une approximation. Cette démarche actualiste est donc une voie extrêmement intéressante à approfondir (Saint Martin, thèse en cours), mais exige beaucoup de prudence car elle suppose une comparaison avec des modèles actuels qui seraient parfaitement bien connus au niveau des peuplements et de leurs interactions, ce qui n'est jamais entièrement le cas.

Le résultat final de l'étude est représenté par un inventaire raisonné de la paléobiocénose de substrat dur corallien du Messinien récifal d'Oranie.

Inventaire des récoltes

Algues calcaires corallinacées : *Mesophyllum, Lithoporella, Archaeolithothamnium*
Madréporaires : *Porites, Tarbellastraea, Paleoplesiastraea, Defrancia, Siderastraea, Favites, Paleoastroides*
Annélides tubicoles (Serpulidae)
Bryozoaires : 29 genres, 31 espèces (cf. tabl. II)
Brachiopodes : *Argiope* cf. *neapolitana*
Bivalves : 17 genres, 23 espèces (cf. tabl. I)
Gastéropodes : Cypraeidae, Conidae, Vermetidae, Haliotidae, Triviidae, Neritidae, Strombidae, Cerithidae...
Crustacés :

— Balanidae : *Balanus concavus, B. perforatus, B. amphithrite, Creusia oraniensis*
— Décapodes : Xanthidae, *Dromia neogenica, Daira speciosa...*
— Ostracodes

Échinodermes :

— Échinides : *Psammechinus, Arbacina, Cidaris...*
— Ophiurides

Inventaire complémentaire déduit

Bactéries
Algues diverses
Protozoaires
Spongiaires
Cœlentérés non calcifiés : Actiniaires, Zoanthaires, Alcyonaires...
Annélides errantes — Sipunculiens
Bryozoaires (formes dressées fragiles)
Crustacés (formes à squelette fragile, de petite taille...)
Ascidies

IV. BILAN — ÉVALUATION DES PERTES D'INFORMATION — DISCUSSION

Nous avons réuni sous forme d'un schéma simplifié (fig. 2) les principaux aspects de la reconstitution de la biocénose originelle sur substrat dur corallien : étapes de la fossilisation, perte et biaisage de l'information, hypothèses...

Ce bilan appelle quelques remarques complémentaires qui tiennent tant à la méthode qu'à l'interprétation des données. Deux notions nous ont paru plus particulièrement importantes à préciser et à développer : celle de paléobiocénose et celle de potentialité de fossilisation.

Nous avons précédemment cité une définition assez générale de la paléobiocénose. A l'examen des faits, c'est-à-dire en présence de documents paléontologiques bien caractérisés, on est amené à nuancer et adapter quelque peu la terminologie. Dans l'exemple que nous avons traité, les récoltes nous ont fourni des données sur un certain nombre d'organismes qui ont colonisé le support corallien. D'une manière assez restrictive, il serait loisible de considérer à partir de là plusieurs peuplements correspondant à des zones délimitées : parties mortes et parties vivantes des colonies coralliennes, zones superficielles ou profondes, position dans l'histoire récifale depuis l'installation jusqu'à l'arrêt de l'édification et dans la zonation récifale, etc. Notons cependant qu'il y a interaction permanente entre les portions nécrosées des Coraux et les portions encore vivantes, ne serait-ce justement que par l'activité des nombreux organismes qui participent à la pyramide trophique et peuvent également assurer la remise en circulation d'une certaine quantité de $CaCO_3$ utilisable (cas des foreurs...). D'autre part, à un moment donné de la vie d'un récif, plus exactement une fois le biotope réellement constitué, toutes les composantes se retrouvent latéralement ou verticalement, compte tenu du caractère plus ou moins continu de la trame corallienne. Pour clarifier la discussion, nous proposons d'appréhender la paléobiocénose de substrat dur corallien comme étant la résultante de l'ensemble des peuplements d'organismes ayant exploité toutes les possibilités offertes par le biotope. Il s'agit donc d'une approche globale qui intègre une idée de « maturité » du système envisagé.

La conservation différentielle des restes d'organismes est déterminante, puisque c'est d'elle que dépendent les annales paléontologiques à notre disposition. Les fossiles ne sont d'ailleurs pas conservés seulement en fonction de leurs caractères physico-chimiques, mais aussi en fonction des conditions qui régnaient en tel ou tel point du récif. En réalité, la paléobiocénose recueillie est surtout caractéristique de la biocénose originelle « fossilisable ». Les organismes à squelette minéralisé laisseront bien évidemment plus de traces de leur existence que les organismes à corps mou. La texture du squelette (compact ou diffus) et la minéralogie (aragonite, calcite, silice,...) jouent également un rôle très important. Dans ce cadre, la reconstitution la plus approchée possible de cette biocénose originelle, potentiellement préservable, constitue une étape indispensable. La phase suivante passe nécessairement par la documentation et les comparaisons avec des modèles actuels, du moins lorsqu'ils sont suffisamment représentatifs.

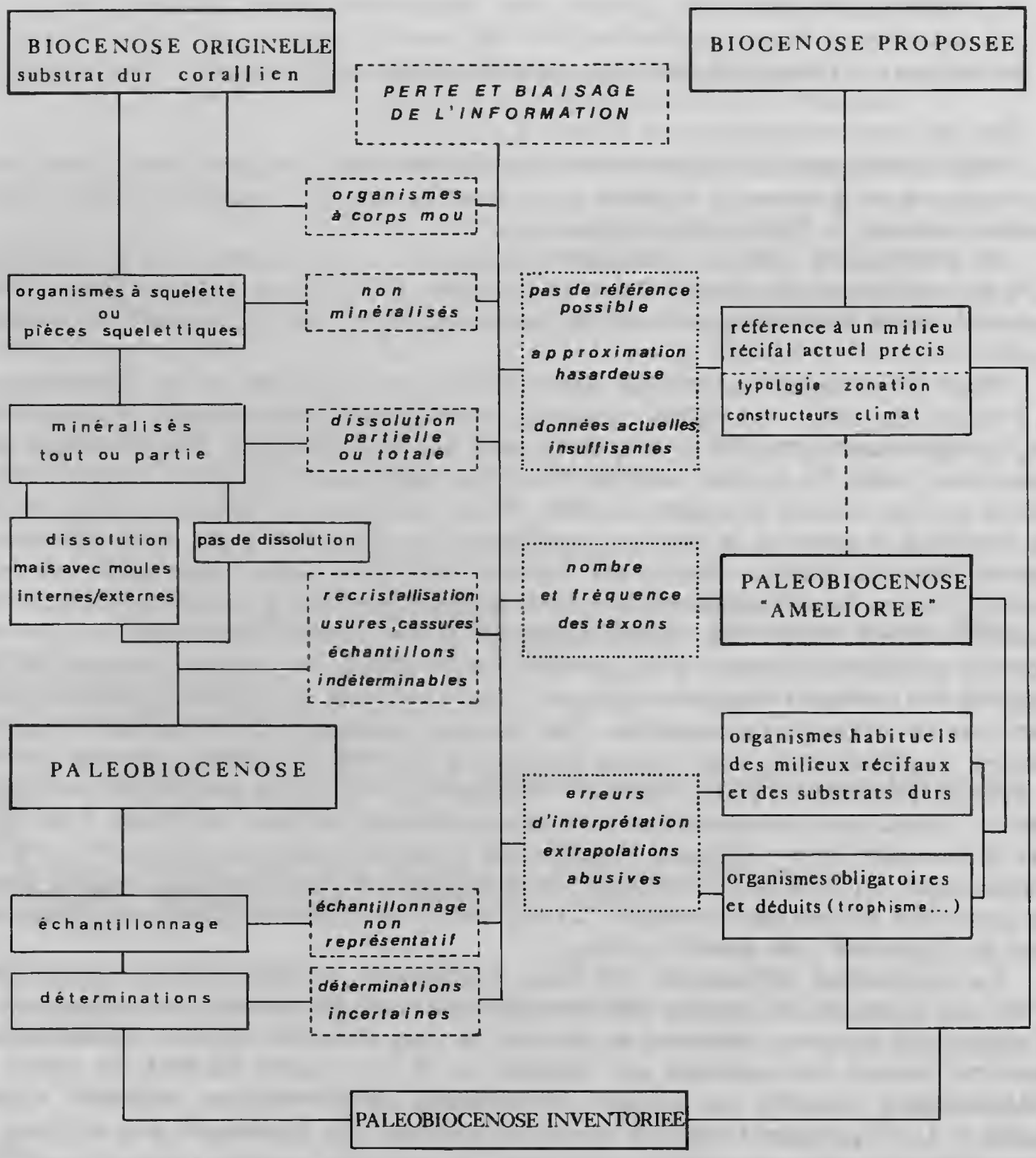


FIG. 2. — Étapes de la reconstitution de la biocénose originelle.
Stages in the reconstruction of the original biocenosis.

Conclusion

A partir d'un exemple concret, limité dans le temps et l'espace, nous avons essayé de montrer combien la connaissance la plus précise possible d'un environnement ancien dépend des processus de perte et biaisage d'information compris entre le « moment » de la biocénose originelle et celui de la taphocénose retrouvée. Les processus impliqués tiennent, comme nous l'avons vu, tant au matériel et aux événements géologiques qu'aux méthodes de travail et d'interprétation des données.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Cuffey, R. J., 1977. — Bryozoan contributions to Reefs and Bioherms through Geologic Time. *In* : AAPG Studies in Geology, **4** : 181-194.

Esteban, M., 1979. — Significance of the Upper Miocene coral reefs of the western Mediterranean. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, **29** : 169-188.

Fischer, J.-C., 1980. — Le rôle des organismes dans la dissolution et la fragmentation des carbonates. Cristallisation — Déformation — Dissolution des carbonates. Bordeaux : 221-230.

Frost, S. H., 1977. — Cenozoic Reef Systems of Caribbean — Prospects for Paleoecologic Synthesis. *In* : AAPG Studies in Geology, **4** : 93-109.

Gall, J.-C., 1976. — Environnements sédimentaires anciens et milieux de vie. Introduction à la Paléoécologie. Paris, Doin édit. : 228 p.

Grassle, J. F., 1973. — Variety in coral reef communities. *In* : O. A. Jones & R. Endean, Ed., Biology and Geology of Coral Reefs II. Biology 1 : 246-270.

Lewis, J. B., 1965. — Coral Reef Ecosystems. *In* : A. R. Longhurst, Ed., Analysis of Marine Ecosystems. Acad. Press : 127-158.

Moissette, P., 1984. — Les faunes de Bryozoaires du Messinien d'Oranie (Algérie occidentale). *C. r. hebd. séanc. Acad. Sci., Paris,* **298** (7) : 321-324.

— 1985. — Encrusting Bryozoans from two Messinian coral reefs of western Algeria. *In* : G. Larwood & C. Nielsen, Ed., Bryozoa : Ordovician to Recent. Olsen & Olsen, Fredensborg, Denmark : 205-212.

Moissette, P., & J. P. Saint Martin, 1982*a*. — *Porites lobatosepta* et sa faune d'épibiontes associée. *9e Réun. a. Sci. Terre*, Paris : 446.

Moissette, P., & J. P. Saint Martin, 1982*b*. — *Creusia oraniensis* nov. sp. (Cirripedia, Creusiinae) du Miocène terminal d'Oranie (Algérie). *Geobios,* **15** (6) : 935-941.

Patton, W. K., 1976. — Animal associates of living reef coral. *In* : O. A. Jones & R. Endean, Ed., Biology and Geology of Coral Reefs II. Biology 2. Acad. Press : 1-36.

Pérès, J. M., & J. Picard, 1969. — Réflexions sur la structure trophique des édifices récifaux. *Marine Biology,* **3** : 221-230.

Saint Martin, J. P., 1982. — Exemple de peuplements récifaux dans le Miocène supérieur d'Oranie occidentale (Algérie). *9e Réun. a. Sci. Terre*, Paris : 564.

— 1984. — Le phénomène récifal messinien en Oranie (Algérie). *Geobios*, Mém. spécial n° 8 : 159-166.

SAINT MARTIN, J. P., C. CHAIX & P. MOISSETTE, 1983. — Le Messinien récifal d'Oranie (Algérie) : une mise au point. *C. r. hebd. séanc. Acad. Sci., Paris,* **297** : 545-547.

SAINT MARTIN, J. P., P. MOISSETTE & S. FRENEIX, 1985. — Paléoécologie des assemblages de Bivalves dans les récifs messiniens d'Oranie occidentale (Algérie). *Bull. Soc. géol. Fr.*, sér. 8, **1** (2) : 280-283.

WARME, J. E., 1977. — Carbonate borers — Their role in reef ecology and preservation. *In* : AAPG Studies in Geology, **4** : 261-279.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., 8, 1986,
section C, n° 2 : 231-245.

Réflexions sur l'utilisation des méthodes de dénombrement dans l'étude des taphocœnoses à ammonites

par Jacques Thierry

Résumé. — Parmi l'abondante littérature consacrée aux ammonites on ne peut que constater la grande rareté des travaux ayant trait à l'étude des taphocœnoses. A la lumière de quelques exemples choisis dans le Jurassique moyen de l'ouest européen, une revue critique des méthodes de dénombrement permettant l'approche des taphocœnoses est abordée : distribution des tailles, rapports entre le nombre de microconques et de macroconques, densité, diversité et richesse des populations. Cette approche quantitative ne peut être dissociée d'une approche qualitative où interviennent les conditions de fossilisation des coquilles et l'ensemble du contexte sédimentaire. L'absence de points de comparaisons avec le nautile, seul céphalopode actuel à coquille externe, interdit toute conclusion définitive mais montre d'intéressantes possibilités de recherches.

Abstract. — Among the aboundant literature on ammonites, the study on taphocenoses is very rare. A critical review of counting methods (size distribution, microconches and macroconches ratio, density, diversity and richness) is here proposed and illustrated with examples taken in West European Middle Jurassic. This quantitative approach must not be separated from a qualitative one where the conditions of shells fossilisation and the sedimentary context play an important part. The missing of comparisons, with the preservation of living Nautilus shells on the sea floor, forbid every definitive conclusions but demonstrate an interesting way for research.

Mots-clés. — Méthodes quantitatives, ammonites, Jurassique, taphocœnoses.

J. Thierry, *Institut des Sciences de la Terre, Université de Dijon, UA CNRS — 157, Géodynamique sédimentaire et Évolution géobiologique, 6, Bd Gabriel, 21100 Dijon, France.*

Introduction

Les paléontologistes qui travaillent sur des groupes d'invertébrés fossilisables par leurs carapaces, tests ou coquilles, encore abondamment représentés actuellement (brachiopodes, gastropodes, lamellibranches, crinoïdes, échinides, etc.), ont des chances certaines de pouvoir étudier des assemblages d'organismes vivants afin de les comparer avec les assemblages fossiles. En effet, les paléontologistes disposent rarement de biocœnoses (ensembles d'organismes vivant dans un même biotope) ; dans la plupart des cas, il s'agit plutôt de symmigies (ensembles d'organismes fossiles provenant de biotopes divers, mêlés au sein d'une roche sédimentaire ; Babin, 1971 : 128). Ce terme est souvent préféré à thanathocœnose (ensemble d'organismes fossiles — communautés mortes — ayant vécu dans un même biotope et conservés après leur mort dans un même lieu de dépôt) ou taphocœnose (assemblage d'animaux enfouis, provenant de biotopes différents et fossilisés ensemble sous l'action de facteurs

extérieurs) souvent mal adaptés aux cas concrets. Quoi qu'il en soit, la comparaison entre présent et passé et l'établissement de modèles est donc tout à fait possible.

Cette éventualité de comparaison avec l'Actuel n'est absolument pas envisageable pour les paléontologistes d'ammonites. D'une part, celles-ci ont totalement disparu des mers il y a 65 millions d'années et, le nautile, seul céphalopode actuel à coquille externe, s'avère, semble-t-il, très souvent un mauvais exemple de comparaison (Ward, 1983). Pourtant, sa ressemblance avec les ammonites au niveau de la construction et de l'anatomie de la coquille, sans doute due à une convergence morphologique, pouvait laisser espérer l'existence de points communs sur le comportement et le devenir post-mortem des uns et des autres. D'autre part, si la conservation des coquilles d'ammonites et de nautiles fossiles a déjà fait l'objet de nombreuses publications, il n'en est rien du nautile actuel ; les recherches, surtout axées sur l'anatomie, le mode de vie et la flottaison post-mortem des coquilles, n'ont jamais abordé leur devenir sur les fonds marins où elles doivent se sédimenter et être enfouies après la mort de l'animal.

Deux points importants, et apparemment de signification totalement opposée, peuvent cependant être retenus des divers travaux effectués notamment par Reyment (1958, 1970, 1973), Weaver et Chamberlain (1976), Chamberlain, Ward et Weaver (1981). Les coquilles des nautiles actuels présentent une grande capacité de flottabilité post-mortem mais elles ont aussi la possibilité de se sédimenter très rapidement après la mort, si celle-ci a lieu à une profondeur suffisante (supérieure à 200 m). Chamberlain, Ward et Weaver (1981 : 507-508) estiment alors que la flottabilité post-mortem des coquilles de nautiles est un phénomène secondaire qui ne touche qu'un petit nombre d'individus et dont l'importance a été exagérée par diverses publications. Ces conclusions sont fort intéressantes mais elles restent très théoriques ; les auteurs ne développent aucun exemple réel, c'est-à-dire l'examen critique *in situ* de coquilles de nautiles sédimentées sur le fond. Cependant, même sous forme théorique, ces considérations remettent totalement en question la signification des taphocœnoses à ammonites : les individus qui les composent sont-ils autochtones ou allochtones ?

La réponse à une telle question est loin d'être simple du fait même des divers types d'approche possible dans l'étude d'une taphocœnose à ammonites. Les conséquences qui découlent d'une décision en faveur de l'allochtonie ou de l'autochtonie contingentent fortement leur utilisation en paléobiogéographie et en paléoécologie. Parmi les approches possibles, les méthodes de dénombrement sont-elles susceptibles d'apporter des éléments de réponse ?

I. APPROCHE MÉTHODOLOGIQUE DES TAPHOCŒNOSES À AMMONITES : BRÈVE REVUE CRITIQUE

L'étude des taphocœnoses à ammonites doit donc obligatoirement procéder des seules observations dans les gisements puisqu'aucune comparaison avec l'Actuel n'est possible. Dans un souci de structuration de l'exposé, on peut classer ces observations en trois catégories ; mais, il est bien évident que tout reste lié et que l'interprétation finale doit tenir compte de l'ensemble. Le type de gisement et la faune accompagnante, l'état de conserva-

tion des coquilles et leur dénombrement apparaissent comme trois directions possibles d'investigations ; on puise donc ici, très largement, dans l'arsenal des méthodes paléosynécologiques.

Dans l'exposé qui va suivre je ne souhaite développer que quelques exemples précis abordant plus spécialement les méthodes de dénombrement. Toutefois, par souci d'une meilleure interprétation des résultats, il est absolument nécessaire de tenir compte des deux autres (types de gisements et conservation des coquilles) et je dois donc les exposer brièvement.

1. Les catégories de gisements et la faune accompagnante

Très schématiquement on peut distinguer deux grands types de gisements fossilifères (Gall, 1976) : les gisements par concentration et les gisements par conservation. Entre ces deux extrêmes, il existe une infinité d'intermédiaires qui allient les caractéristiques de l'un ou de l'autre avec une importance variable ; on peut les qualifier de gisements mixtes. Les ammonites se rencontrent dans tous ces types.

Les gisements par concentration ou (et) condensation résultent de l'accumulation des coquilles dans des sites avec en général un taux de sédimentation très réduit. Dans les séries géologiques, de tels gisements se placent la plupart du temps en début de séquence lithoclinale (reprise de la sédimentation ; étape dite transgressive des géologues sédimentaires). Ils sont très fréquents dans les domaines de plates-formes carbonatées de profondeur moyenne et les sédiments sont souvent ferrugineux (oolites et croûtes ferrugineuses) ou détritiques (quartz et minéraux argileux). Les surfaces de discontinuité (arrêt de sédimentation et/ou surface d'abrasion) sont fréquentes et très marquées, souvent soulignées par des manifestations d'organismes perforants ou des encroûtements algaires. Dans quelques décimètres, voire quelques centimètres de sédiment, il n'est pas rare de récolter plusieurs centaines d'individus, distribués dans des taxons variés d'organismes benthiques, nectoniques et pélagiques.

Les coquilles d'ammonites ne sont que l'un des éléments fauniques parmi un ensemble très diversifié où chaque taxon d'ordre supérieur (genre, famille) peut être plurispécifique ou monospécifique. En général et dans leur ensemble, de tels gisements ont une histoire très complexe dont la durée dépasse très largement la période de vie des organismes enfouis. Cependant, il s'avère que souvent chaque niveau fossilifère, d'épaisseur réduite, représente à l'échelle géologique, un temps relativement court : une biozone ou une sous-zone ou un horizon.

A priori, ces gisements ne semblent pas refléter l'image d'une communauté de vie mais le télescopage de toute une série d'événements pouvant être décelés dans l'analyse du sédiment et de la faune.

Les gisements par conservation ou (et) dilution présentent, à l'inverse, des dépôts où le taux de sédimentation est élevé ; les séries montrent la plupart du temps des alternances de bancs calcaires ou de calcaires argileux fins, plus ou moins finement détritiques, sans discontinuités, et sans modifications importantes du faciès d'un banc à un autre. Les dépôts sont épais mais peuvent correspondre à une durée faible (une biozone au moins) ou importante (plusieurs biozones). Chaque banc peut alors correspondre à un laps de temps très court qui peut tendre vers une durée correspondant à une (ou plusieurs) génération(s) d'individus. Ces

gisements se rencontrent dans les domaines de bassins ou de plates-formes profondes, ouverts sur des aires océaniques. La faune est largement dispersée dans le sédiment mais peut parfois être très abondante ; chaque banc présente un assemblage caractéristique où en général organismes benthiques, pélagiques et nectoniques ne sont pas mêlés. Il y a souvent monospécificité et restriction du nombre des taxons d'ordre supérieur.

Beaucoup moins fréquents que la première catégorie, ces gisements semblent, à priori, présenter de meilleures conditions pour l'approche des paléobiocœnoses à ammonites.

A côté de ces deux grands types de gisements il existe toute *une série d'intermédiaires* qui allient plus ou moins les caractéristiques essentielles des uns et des autres, mais qui par d'autres points sont marqués par une certaine originalité. En particulier, c'est le cas des concentrations par piégeage ; les taphocœnoses à ammonites du paléokarst jurassique de Sicile (Wendt, 1971) ou celles des « inter-écueils » du Lias poitevin et normand entrent dans cette famille. Il faut noter que très souvent la faune composant ces associations est marquée par une certaine diminution de la taille.

Certains dépôts de zones abritées (arrière récif) ou confinées, bien que réalisés dans des conditions superficielles se sont révélés particulièrement favorables à la conservation des coquilles d'ammonites ; le Toarcien d'Holzmaden et le Kimméridgien de Solenhoffen et de Cerin en sont d'excellents exemples. Ces gisements mixtes peuvent présenter de bons arguments pour étayer les discussions, telle l'action des courants dans la disposition et le tri des coquilles d'ammonites (Brenner, 1976 ; Kauffman, 1981 ; Seilacher, 1982).

2. L'état de la conservation des individus

La loge d'habitation d'une ammonite occupe en général entre un demi tour et un tour et demi de spire ; par rapport à la partie interne (phragmocône), elle présente une fragilité certaine par le fait que ses parois ne sont pas soutenues à l'intérieur par les cloisons. De plus, la forme de l'enroulement peut intervenir sur sa fragilité : une coquille sphérocône ou cadicône est sans aucun doute plus fragile qu'une coquille oxycône ou serpenticône. La conservation partielle ou totale de la loge d'habitation et l'absence d'usure des coquilles pourraient donc être considérées comme des indices de transport faible ou de milieu peu agité n'ayant que peu modifié la population originelle.

En effet, si l'on se réfère aux observations sur le nautile actuel (Hamada, 1966), un transport plus ou moins long amène le plus souvent une destruction partielle ou complète du péristome et une usure plus ou moins grande de la loge d'habitation. Mais, il ne faut pas oublier que pour les ammonites des phénomènes de remaniement sur place peuvent aboutir au même résultat (Seilacher, 1963).

Une autre hypothèse a aussi été émise (Hölder, 1960) : l'absence de loge d'habitation pourrait être due à une calcification imparfaite et conduire à une possibilité plus grande de destruction. Mais, jusqu'à présent rien n'a pu confirmer ou infirmer cette idée.

La conservation des tests est chose rare : lorsqu'ils sont conservés, c'est la plupart du temps de façon très incomplète (les couches externes sont absentes). Toutefois, la présence du test peut indiquer un enfouissement rapide et un transport faible ; inversement, l'absence de test peut être un bon indice de remaniements et/ou d'enfouissement-exhumation répété des coquilles (Seilacher, 1963). Il n'en reste pas moins que la présence-absence du test reste un indice très discutable qui doit être utilisé avec les plus grandes précautions ; les

conditions physico-chimiques du milieu de sédimentation contingentent sans doute fortement sa conservation ou sa disparition.

La présence d'épizoaires, organismes fixés sur la coquille ou à l'intérieur de la loge d'habitation, semble être un bon indice d'allochtonie chez les céphalopodes (TINTANT, 1980, 1982). Cependant, cet élément de détermination doit encore être manié avec prudence. Il est en effet la plupart du temps très délicat de déterminer si les organismes encroûtants se sont fixés sur des individus vivants ou morts ; et si, chez ces derniers, la fixation est contemporaine de la flottaison post-mortem ou de l'enfouissement, voire d'enfouissements-exhumations successifs.

On peut avancer, sans grand risque d'erreur, que la présence d'épizoaires n'est pas forcément un indice d'allochtonie mais qu'elle caractérise des taphocœnoses dont les composants peuvent avoir une origine multiple et une histoire complexe assez différente de la biocœnose originelle.

II. LES MÉTHODES DE DÉNOMBREMENT : ANALYSE DE QUELQUES EXEMPLES

Parmi l'arsenal des méthodes de dénombrement, trois me paraissent présenter un intérêt pour l'étude des taphocœnoses : la distribution des tailles, le sex-ratio et la densité-diversité-richesse des populations. Les exemples choisis ici portent surtout sur des observations originales réalisées dans des gisements du Jurassique ouest-européen ; chaque fois que cela sera possible, l'interprétation des observations tiendra compte du type de gisement et de l'état de conservation des coquilles, données indispensables développées plus haut.

1. La distribution des tailles

D'une approche apparemment simple, la distribution des tailles d'individus dans des échantillons fossiles est rendue difficile par un grand nombre de causes d'erreur. Au moment de la récolte, l'opérateur, même averti, a rarement la possibilité d'effectuer une collecte dans la totalité de l'éventail des dimensions. Si les individus de grande taille ou de taille moyenne n'échappent pas aux investigations, ils ne sont pas toujours complets ; de leur côté les plus petits peuvent être brisés lors du dégagement : ceci est très souvent le cas pour les coquilles d'ammonites conservées dans les formations carbonatées. La présence exclusive d'individus de petite taille peut être le résultat de causes très diverses telles le tri post-mortem, la fossilisation sélective d'individus jeunes, les phénomènes de nanisme (WENDT, 1971 ; TINTANT, 1984), etc. Il semble aussi logique de penser que plus la coquille adulte est grande, plus il y a de chances pour qu'elle soit brisée lors de la fossilisation, même dans des conditions d'hydrodynamisme faible. Les études de distribution de tailles doivent donc s'appuyer sur la totalité du contexte du gisement et en tout premier lieu sur l'ensemble faunique accompagnant le groupe étudié et sur les données du sédiment.

Chez les ammonites une autre difficulté apparaît fréquemment dans l'approche de la distribution des tailles. Certains gisements ne comportent que des individus complets, c'est-

à-dire avec conservation de la loge d'habitation ; d'autres gisements ne renferment que des phragmocônes brisés plus ou moins loin de la dernière cloison. Méthodologiquement, il semble donc plus juste de réaliser une étude quantitative en mesurant le diamètre du phragmocône, plutôt que celui de la fin de la loge d'habitation. Mais là encore une nouvelle difficulté apparaît car il n'est pas toujours possible d'affirmer que le diamètre maximal de conservation du phragmocône correspond effectivement à celui de l'individu initial.

Mis à part les exemples classiques donnés par Boucot (1953 : 26-31), Hallam (1967) et quelques autres auteurs illustrant toujours des exemples d'organismes benthiques (lamellibranches, brachiopodes), les références aux ammonites sont extrêmement rares. Citons la distribution des tailles (polygone de fréquence, histogramme) chez des goniatites dans un faciès bitumineux du Famenien (Babin, 1971 : 135), la distribution du diamètre maximal dans deux populations d'*Hildoceras* du Toarcien moyen (Lias) de Sicile et d'Italie (Wendt, 1971 : 168-170) ou la variation de la taille de *Cardioceras* de l'Oxfordien suisse (Gygi et Marchand, 1982 : 537). Elles ont une forte asymétrie positive et un mode situé dans les petites tailles (fig. 1).

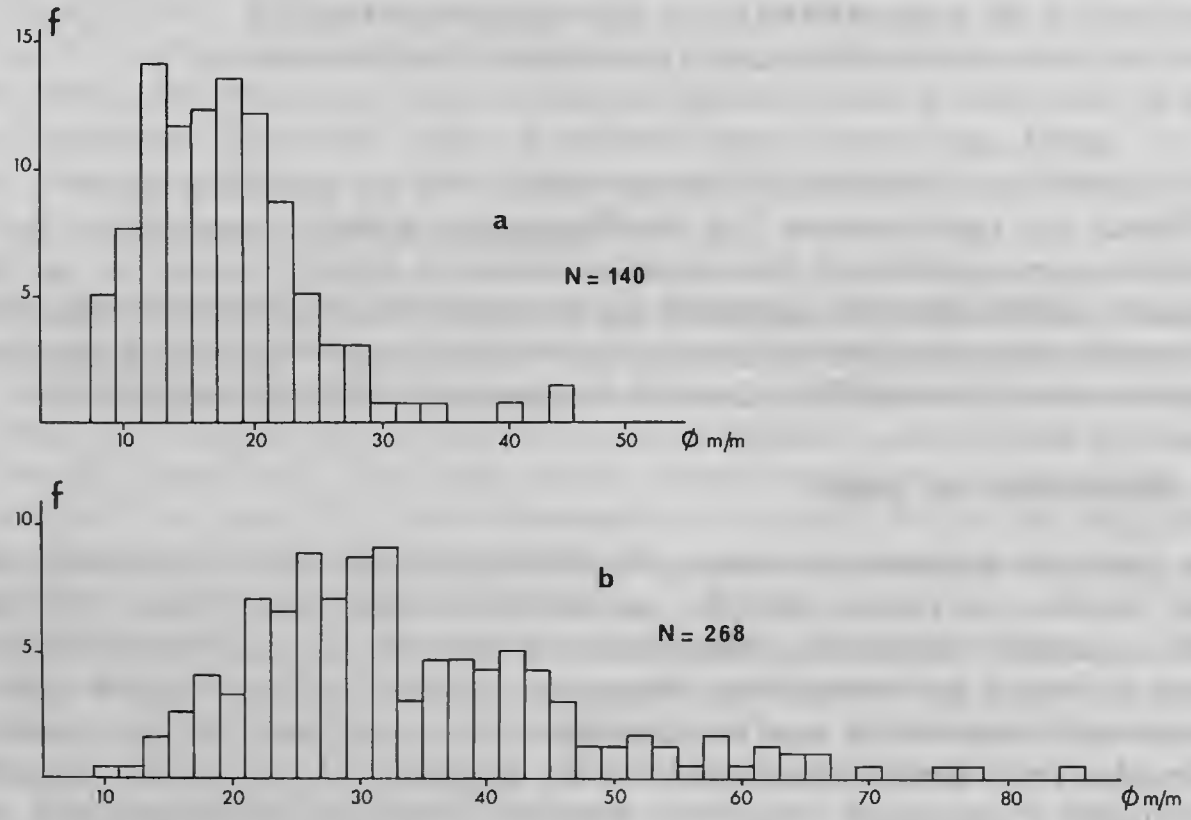


Fig. 1. — Distribution des valeurs du diamètre de la coquille chez *Hildoceras* du Toarcien supérieur d'Umbrie (a) et de Sicile (b) (d'après J. Wendt, 1971 ; modifié).

On est fortement tenté, dans tous ces exemples, d'admettre que ces accumulations correspondent à des communautés d'individus où les petites tailles prédominent et qu'il s'agit essentiellement de jeunes : l'allure de la distribution s'accorde avec celle d'une courbe de survie (Hallam, 1967).

J'ai pu observer très fréquemment de telles distributions par exemple dans le genre *Macrocephalites* (fig. 2 a, b) du gisement callovien d'Ariño (Espagne, chaînes ibériques).

Ceci m'est aussi apparu dans beaucoup d'autres groupes et dans différentes coupes de façon assez fréquente (citons les cas d'*Erymnoceras baylei* du Callovien moyen de la Sarthe ou d'*Orionoides* sp. du Callovien supérieur du Châtillonnais (Côte-d'Or) (fig. 3 a).

Ces exemples correspondent presque toujours à des gisements par concentration où les individus sont entiers, mais la plupart du temps dépourvus de coquille.

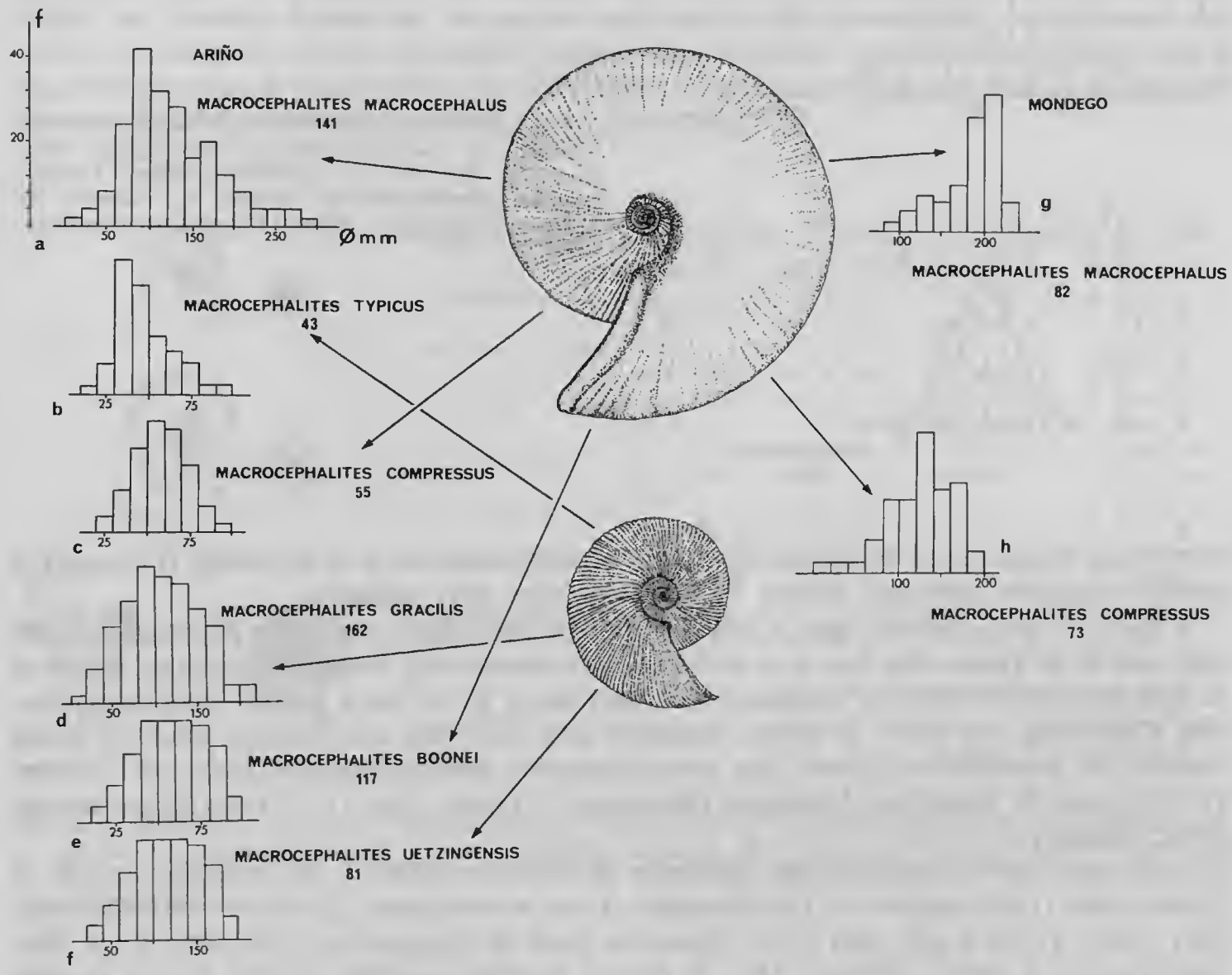
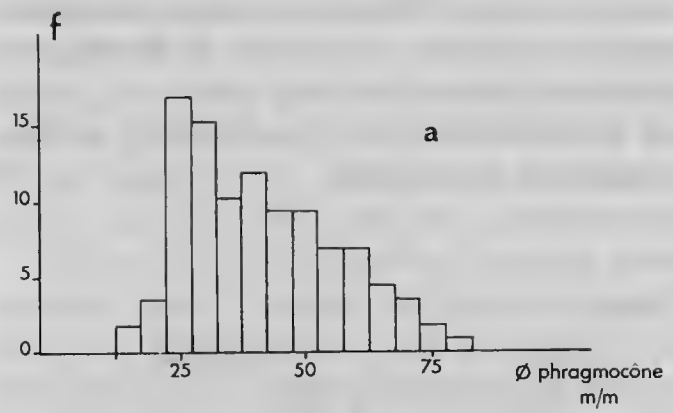


FIG. 2. — Distribution des valeurs du diamètre de la coquille chez diverses espèces du genre *Macrocephalites*. A gauche, coupe d'Ariño (chaînes ibériques, Espagne) ; à droite coupe du Cap Mondego (Portugal). Pour chaque niveau (a, b ; c, d ; e, f ; g ; h) la distribution relative aux morphes macroconques (a, c, e, g, h) et microconques (b, d, f) peut être comparée.

Il existe aussi des cas tout à fait différents (fig. 2 g et h) où le mode de la distribution se situe parmi les individus de grande taille ; ils sont plus rares que les précédents mais très semblables à ce qui a été observé chez *Nautilus pompilius* (SAUNDERS, 1981) lorsqu'on reporte sur une même courbe les individus matures et immatures d'un même sexe. Chez les ammonites ce cas semble plus fréquent dans les gisements par conservation avec un fort taux de sédimentation ; les individus sont complets, la coquille est partiellement conservée et



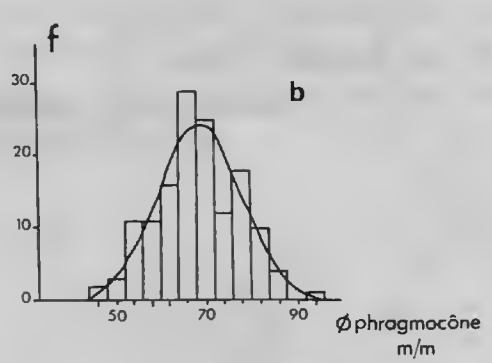


FIG. 3. — Distribution des valeurs du diamètre du phragmocône : a, chez *Orionoides* sp. du Callovien supérieur des environs de Châtillon-sur-Seine, France ; b, chez *Prodactylioceras davoei* du Carixien de Remilly-en-Montagne, France (d'après DOMMERGUES, 1979).

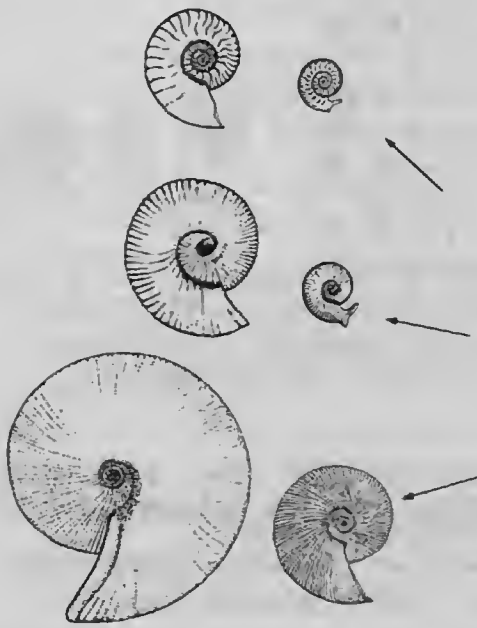
totalement dépourvue d'épizoaires. Les coupes calloviennes du Cap Mondego (Portugal) et de Ricla (chaînes ibériques) entrent typiquement dans cette catégorie.

Enfin, il arrive parfois que la distribution soit symétrique et s'ajuste parfaitement avec une courbe de Gauss (fig. 2 c, d, e et f). Dans ce dernier cas, l'explication paraît simple et la distribution des tailles du phragmocône serait due à un tri qui a éliminé certaines catégories d'individus. En effet, la même remarque peut être faite couramment pour un grand nombre de populations ; citons plus particulièrement *Prodactylioceras davoei* du Carixien (Lias moyen) de Remilly-en-Montagne (Bourgogne, France), (fig. 3 b, d'après DOMMERGUES, 1979, modifié).

Ce fait, si l'on en croit les exemples de BOUCOT (1953 : 29, et texte fig. 4) et FAGERSTRÖM (1964) indique un tri mécanique et une accumulation d'individus de tailles données ; mais il peut s'agir aussi d'une séparation réelle de populations d'individus d'âge identique (jeunes et adultes séparés). Dans le dernier exemple considéré ici (fig. 3 b), la population (142 individus) ne renferme pratiquement que des coquilles adultes (dernières cloisons resserrées, ombilic ouvert) dont le diamètre du phragmocône est compris entre 30 et 90 mm pour un diamètre total (avec la loge d'habitation) de 65 à 120 mm. La variation de dimension maximale de l'adulte de *P. davoei* va donc du simple au double (coefficient de variabilité de 13,6 %) ; ceci est très fréquent chez les mollusques et compatible avec l'observation d'autres gisements : rien n'empêche d'émettre l'hypothèse que nous avons ici une population naturelle d'adultes. Cette conclusion est tout à fait compatible avec les observations réalisées sur les céphalopodes actuels (MANGOLD-WIRZ, 1963 ; BAYLE *et al.*, 1983) où très fréquemment jeunes, immatures et adultes vivent séparément pour de multiples raisons éthologiques ou écologiques.

2. Rapport macroconques-microconques : sex-ratio

Si l'on admet l'hypothèse selon laquelle chez les ammonites, les dimorphes macroconque et microconque représentent les deux sexes d'une même espèce il y a possibilité, sur un grand nombre d'individus, de calculer un sex-ratio (Makowski, 1962 ; Palframan, 1969) ; les résultats donnés par ces auteurs montrent le plus souvent une prédominance des microconques, généralement considérés comme étant les mâles. Les sex-ratio calculés sont le plus fréquemment d'une femelle pour deux mâles ; l'inverse est plus rare mais il apparaîtrait souvent chez les ammonites à enroulement ellipticône.



Familles \ Niveaux fossilifères	Total		F	Sex/ratio	Total		G	Sex/ratio	Total		H	Sex/ratio	Total		I	Sex/ratio
PERISPHINCTIDAE	34	M	20	2	68	M	42	2	65	M	38	2	7	M	5	2
		m	14	1		m	26	1		m	27	1		m	2	1
OPPELIDAE	7	M	5	2	21	M	3	2	31	M	21	2	10	M	6	2
		m	2	1		m	8	1		m	10	1		m	4	1
TULITIDAE	41	M	11	1	52	M	17	1	67	M	26	1	10	M	3	1
		m	20	2		m	35	2		m	41	2		m	7	2
MACROCEPHALITIDAE	203	M	141	3	191	M	31	1	217	M	55	1	198	M	117	2
		m	43	1		m	160	5		m	162	3		m	81	1
REINECKEIDAE	0	M			0	M			41	M	13	1	26	M	9	1
		m				m				m	28	2		m	17	2

Fig. 4. — Tableau de répartition des morphes macroconques (M) et microconques (m) dans cinq familles d'ammonites récoltées dans quatre niveaux fossilifères superposés de la coupe callovienne d'Ariño (chaînes ibériques, Espagne). Total : nombre des individus pour une même famille ; sex-ratio : rapport macroconques-microconques.

Examinons quelques exemples de fossiles (fig. 4). Dans la coupe callovienne d'Ariño (Espagne, province de Teruel), certaines familles montrent une remarquable constance dans le rapport mâles/femelles quel que soit le niveau : tel est le cas des Perisphinctidae et Oppeliidae où les femelles sont plus nombreuses que les mâles ; ou le cas des Tulitidae et Reineckeidae avec des proportions inverses. Chez les Macrocephalitidae il y a de grandes différences suivant le niveau de la coupe avec parfois une dominance des microconques (niveaux G et H), parfois des macroconques (niveaux F et I). Il est intéressant de noter que pour cette famille, microconques et macroconques ont le même style de distribution dans chaque niveau pris indépendamment : en F (fig. 2 a, b) il y a l'image d'une « courbe de survie » ; en G, H et I on a des histogrammes symétriques qui font penser à un « tri mécanique ».

Dans une coupe du Callovien moyen, celle de la Garautière (Sarthe), la dominance des

microconques est évidente quelle que soit la famille (fig. 5 a) ; dans le Callovien inférieur du Cap Mondego, on observe l'inverse avec même une disproportion écrasante du nombre de macroconques par rapport aux microconques (voir la figure 6). Les mêmes variations et disproportions apparaissent aussi dans le Callovien inférieur du Boulonnais (fig. 5 b).

a

	a		b	c
ERYMNOCERATIDAE	188	M	30	1
		m	158	5
PERISPHINCTIDAE	4	M	1	1
		m	3	3
KOSMOCERATIDAE	20	M	4	1
		m	16	4
REINECKEIDAE	64	M	15	1
		m	49	3
HECTICOCERATIDAE	78	M	28	1
		m	50	2

b

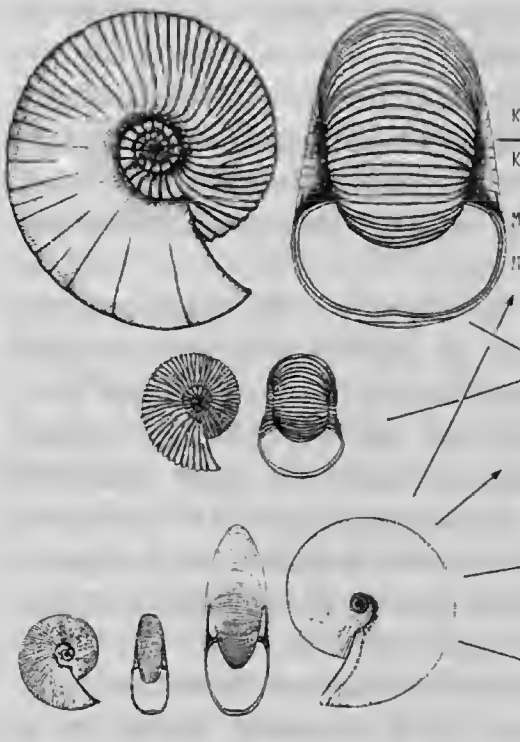
	a		b	c
PROPLANULITIDAE	24	M	6	1
		m	18	3
CADOCERATIDAE	15	M	12	4
		m	3	1
KOSMOCERATIDAE	52	M	43	5
		m	9	1

FIG. 5. — Tableaux de répartition des morphes macroconques (M) et microconques (m) dans : **a**, Callovien moyen, zone à Coronatum, sous-zone à Baylei de « La Garautière » (Sarthe, France) ; **b**, Callovien inférieur, zone à Calloviense, sous-zone à Koenigi et Calloviense de « Le Wast » (Boulonnais, France).
a : total des individus ; b : répartition entre microconques et macroconques ; c : rapport microconques-macroconques.

On pourrait multiplier ainsi les exemples et constater qu'il y a d'énormes variations. Pour preuve, il suffit de comparer le rapport microconques-macroconques pour les mêmes taxons récoltés dans divers gisements. Ainsi, dans le genre *Macrocephalites* (fig. 6), si le rapport reste à peu près constant pour différents taxons spécifiques dans un même gisement, il varie considérablement d'un gisement à l'autre, allant même jusqu'à s'inverser.

Chez les Céphalopodes actuels, les indications concernant la proportion des sexes sont assez contradictoires ; en général, les femelles sont plus nombreuses que les mâles mais l'inverse a aussi été observé. L'écart entre nombre de mâles et de femelles est cependant assez rarement significatif de la proportion 50/50 ; l'excès de l'un ou l'autre sexe viendrait sans doute soit d'un habitat distinct lors des captures, soit de différences morphologiques : les mâles, souvent plus petits que les femelles sont moins facilement capturés (MANGOLD-WIRZ, 1963). Les données concernant *Nautilus pompilius* montrent des proportions totalement inversées avec une très forte dominance des mâles sur les femelles (SAUNDERS et SPINOSA, 1978, 1979) : de deux à trois mâles pour une femelle.

Enfin il faut ajouter que divers zoologistes ont montré que mâles et femelles vivaient souvent séparément et ne se rencontraient qu'au moment de l'accouplement.



	AMBOROMIHANTO 2			ARIÑO			CHANAZ			MONDEGO		
	a	b	c	a	b	c	a	b	c	a	b	c
KAMPTOKEPHALITES CHRYSOOLITHICUS	67	20 M	1									
KAMPTOKEPHALITES HABYENSIS		47 m	2									
MACROCEPHALITES MADAGASCARIENSIS	247	72 M	1									
MACROCEPHALITES SUBCOMPRESSUS		175 m	2									
KAMPTOKEPHALITES HERVEYI				30	11 M	1	67	18 M	1			
KAMPTOKEPHALITES HERVEYI					29 m	3		49 m	3			
MACROCEPHALITES TRANSITORIUS				97	38 M	1	60	38 M	2			
MACROCEPHALITES SUBTRAPEZINUS					59 m	2		22 m	1			
MACROCEPHALITES COMPRESUS				217	55 M	1	123	30 M	1	94	82 M	7
MACROCEPHALITES GRACILIS					162 m	3		93 m	3		12 m	1
MACROCEPHALITES MACROCEPHALUS				184	141 M	3	89	72 M	3	210	162 M	10
MACROCEPHALITES TYPICUS					43 m	1		17 m	1		18 m	1

FIG. 6. — Comparaison entre le nombre de macroconques (M) et de microconques (m) pour divers taxons spécifiques de Macrocephalitidae récoltés dans quatre gisements du Callovien inférieur : Amboromihanto 2 (Madagascar), Ariño (Espagne), Chanaz (France), Mondego (Portugal).
a : nombre total d'individus ; b : nombre de microconques et de macroconques ; c : sex-ratio.

3. Densité, diversité et richesse des populations

D'après BOUCOT (1953 : 33), la différenciation entre un assemblage d'individus vivants (biocœnose) et un assemblage d'individus morts (thanatocœnose) pourrait être abordée en étudiant la densité des populations dans chaque niveau fossilifère. Cependant, cet auteur fait aussi remarquer que la densité des populations dans une série lithologique est aussi fortement liée au taux de sédimentation et par conséquent ne peut pas avoir une grande valeur discriminante. On rejoint ici la notion de gisements par concentration ou par conservation évoquée plus haut. En ce qui concerne les taphocœnoses à ammonites, on remarque très vite que la densité des coquilles conservées est bien évidemment liée au type du gisement, lui-même lié au taux et au milieu de sédimentation. De ce point de vue la notion de densité exprimée par BOUCOT correspond plutôt à la notion probabiliste de diversité des populations ou à celle d'imprégnation utilisée par TARKOWSKI (1986).

L'exemple développé par BOUCOT est celui d'une forme benthique actuelle de brachiopode térébratulidé où la densité d'individus d'une taille donnée est exprimée par unité de surface horizontale ; il constate alors que la densité de population varie avec la taille du stade de croissance atteint par les individus dénombrés.

Malheureusement, dans une coupe géologique, il est souvent plus fréquent de travailler sur une surface verticale et pour le cas des ammonites il est très difficile de pouvoir rassembler des échantillons d'effectif suffisamment important pour pouvoir sélectionner des individus dans une classe de taille donnée. On se heurte ici à un problème matériel de collecte

qu'il est très difficile de solutionner simplement ; actuellement, il est donc impossible de chiffrer correctement la densité d'une population d'ammonites.

On pourrait alors substituer à cette notion de densité celle de richesse, entendue comme la reconnaissance du nombre d'espèces dans une taphocœnose : ce paramètre est d'autant plus facile à saisir que le gisement permettra la collecte d'un grand nombre d'individus, fragmentaires ou entiers. En conséquence, richesse et diversité sont souvent confondues par les auteurs.

Des exemples très différents peuvent être analysés (et ils dépendent de plusieurs facteurs). La période géologique et la situation paléogéographique du dépôt sont parmi les plus importantes. Ainsi, dans le Lias du domaine euroboréal (Dommergues, 1979, 1984) les gisements sont monospécifiques et monogénériques dans la majorité des cas ; lorsqu'ils sont plurispécifiques et plurigénériques, une espèce domine les quelques autres de façon écrasante par le nombre d'individus : cependant, chaque genre reste monospécifique. Au contraire, dans le Lias du domaine téthysien, les gisements sont toujours plurispécifiques et plurigénériques avec un nombre variable d'espèces distribuées dans divers genres et familles. Les proportions entre nombre d'individus dans chaque espèce sont aussi variables.

Les observations faites au Jurassique moyen et plus particulièrement au Callovien montrent des phénomènes comparables mais avec des variantes. Si le domaine boréal et le domaine téthysien montrent des tendances monospécifiques ou avec nette dominance d'une espèce sur les autres, la zone de recouvrement entre ces deux domaines, désignée comme provinces subtéthysiennes et subboréales, est marquée par des gisements où la plurispécificité est constante ; dans une même couche fossilifère peuvent coexister jusqu'à une douzaine de genres ou familles différentes. Mais encore une fois chaque genre est monospécifique.

La richesse du gisement, du niveau fossilifère, est alors visualisée par la construction de spectres fauniques : ce procédé est devenu très courant et les exemples sont multiples dans la littérature géologique depuis une dizaine d'années (Marchand et Thierry, 1974 ; Dardeau, Marchand, Thierry, 1979 ; Almeras et Elmi, 1982, etc.). L'utilité de ces spectres fauniques est évidente dans l'approche des paléoenvironnements et en paléobiogéographie (Debrand-Passard et Marchand, 1979 ; Marchand, 1984) mais jusqu'à présent leur utilité dans la reconnaissance de populations naturelles n'a pas encore été largement reconnue par les ammonitologues. Cependant, les conséquences des phénomènes de déplacement post-mortem des coquilles (flottabilité), dont on ne peut manifestement pas nier l'évidence, ont souvent été surestimées (Marchand, 1984). Il existe des preuves certaines de l'existence de populations fossiles proches des populations naturelles ; entre autres, la constance des proportions entre taxons dans l'espace et dans le temps ou les modifications qu'elles subissent en liaison avec les variations de l'environnement sont de bons critères d'évaluation (Marchand, 1982 ; Tarkowski, 1986).

Conclusions

L'examen des quelques exemples présentés ici montre à l'évidence qu'il existe une multitude de possibilités dans la préservation des taphocœnoses à ammonites. Chaque cas doit donc être traité sans à priori et individuellement, avec diverses méthodes complémentaires afin d'accumuler un maximum de données. Cette procédure, qui peut faire appel à des

branches très diverses de la géologie et de la paléontologie, présente tous les avantages de la pluridisciplinarité mais peut aussi, à chaque pas, conduire au raisonnement circulaire. Toute conclusion doit être formulée avec prudence et en connaissance de causes ; aucune conclusion ne peut être avancée valablement à partir d'un seul paramètre.

Sans grands risques d'erreur on peut avancer qu'une taphocœnose à ammonites ne représente jamais exactement la biocœnose d'origine. Cependant, entre biocœnose et taphocœnose les modifications peuvent être faibles ou très importantes : en conséquence, plus le nombre d'éléments favorables à une image de population naturelle sera grand, plus la taphocœnose sera proche de la biocœnose originelle.

Dans les cas examinés plus haut pour l'étage Callovien (Cap Mondego et Ariño, fig. 2 ; Sarthe, fig. 3 a) il semble que les populations d'ammonites qui présentent conjointement une constance dans leur diversité, une distribution des tailles avec prédominance des adultes, un sex-ratio en faveur des microconques, des coquilles avec loge d'habitation conservée et absence d'épizoaires et qui sont fossilisées dans des gisements par conservation où les organismes pélagiques dominent largement les benthiques, pourraient être une image peu déformée par rapport à l'ensemble originel.

Cependant beaucoup d'autres combinaisons sont possibles. Nous n'avons pas le droit de transposer aussi simplement aux ammonites les courbes de distribution de tailles obtenues sur des lamellibranches et des gastropodes actuels (Hallam, *op. cit.*) ; il est en effet très probable qu'à l'image de certains céphalopodes actuels, les jeunes et les adultes des ammonites occupaient des biotopes différents au cours de leur cycle biologique. La même remarque peut être faite sur la grande variation concernant le rapport microconques-macroconques : mâles et femelles vivaient peut-être séparés et ne se retrouvaient qu'à la période de reproduction. Enfin, il est désormais prouvé que les ammonites n'ont pas toutes le même mode de vie : certaines sont necto-pélagiques et vivaient en eaux libres, d'autres sont nectobenthiques, plus solidaires du fond. Or, dans une taphocœnose nous pouvons les retrouver mêlées par le simple jeu de la sédimentation et de la fossilisation.

Les études concernant les taphocœnoses à ammonites sont encore trop peu nombreuses ; ceci est un paradoxe compte tenu de l'abondance des observations possibles. Il apparaît nécessaire d'accumuler des données précises sur l'ensemble des paramètres énoncés ici : catégories de gisement, état de conservation des coquilles, distribution des tailles, rapport microconques-macroconques, diversité, etc. Il apparaît tout aussi nécessaire d'avoir un modèle actuel sur le nautile ; même imparfait, ce modèle pourrait susciter des directions de recherche. Les techniques modernes développées dans les campagnes à la mer (dragages, plongées par soucoupe) apportent cette possibilité à l'ammonitologue : à lui d'en tirer le meilleur parti.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Almeras, Y., S. Elmi, 1982. — Fluctuations des peuplements d'ammonites et de Brachiopodes en liaison avec les variations bathymétriques pendant le Jurassique inférieur et moyen en Méditerranée occidentale. *Boll. Soc. paléont. ital.*, **21** (2-3) : 169-188.

Babin, C., 1971. — Éléments de paléontologie. Coll. U, série Géologie, Armand Colin Édit., 408 p.

Boucot, A. J., 1953. — Life and death assemblages among fossils. *Am. J. Sci.*, **251** : 25-40.

BAYLE, P. R., *et al.*, 1983. — Cephalopod life cycles. Academic Press. **1** : 475 p.

BRENNER, K., 1976. — Ammoniten-Gehaüse als Anzeiger von Paleoströmungen. *Neues Jb. Geol. Paläont. Abh.*, **151** : 101-118.

CHAMBERLAIN, J. A., P. D. WARD and J. S. WEAVER, 1981. — Post mortem ascent of *Nautilus* shells : implications for cephalopod paleobiogeography. *Paleobiology*, **7** (4) : 494-509.

DARDEAU, G., D. MARCHAND, J. THIERRY, 1979. — Relations entre la répartition des faciès et la composition des faunes d'Ammonites au cours de l'évolution du bassin callovien des Alpes-maritimes. *Bull. Soc. géol. Fr.*, 7e sér., **21** (6) : 753-757.

DEBRAND-PASSARD, S., D. MARCHAND, 1979. — Réflexion sur la répartition des Ammonoïdés dans l'Est et le Sud du bassin parisien au Callovien supérieur (zone à Lamberti) et à l'Oxfordien inférieur (zone à Mariae). *Bull. Bur. Rech. géol. min.*, 1re série, sect. IV, **2** : 103-112.

DOMMERGUES, J. L., 1979. — Le Carixien Bourguignon. Biostratigraphie, Paléogéographie ; approches paléontologique et sédimentologique. Thèse doct. 3e cycle, Dijon, 195 p. ronéot.

— 1984. — L'évolution des Ammonitina au Lias moyen (Carixien, Domérien basal) en Europe occidentale. Thèse doct. État, Univ. Lyon I, 303 p. ronéot., 86 fig., 4 tabl., 12 pl. h. t.

FAGERSTRÖM, J. A., 1964. — Fossil communities in paleoecology : their recognition and significance. *Bull. geol. Soc. Am.*, **75** : 1197-1216.

GALL, J.-C., 1976. — Environnements sédimentaires anciens et milieux de vie. Introduction à la paléoécologie. Paris, Doin éd. : 228 p., 129 fig., 2 pl.

GYGI, R. A., D. MARCHAND, 1982. — Les faunes de Cardioceratinae (Ammonoidea) du Callovien terminal et de l'Oxfordien inférieur et moyen. Jurassique de la Suisse septentrionale : stratigraphie, paléoécologie, taxonomie préliminaire. *Géobios*, **15** (4) : 517-571.

HALLAM, A., 1967. — The interpretation of size-frequency distribution in molluscan death assemblages. *Paleontology*, **10** (1) : 25-42.

HAMADA, T., 1966. — Notes on the drifted *Nautilus* in Thailand. *Contr. géol. pal. South-East Asia*, **21** : 215-278.

HÖLDER, H., 1960. — Zur Frage des Waschtumsendes bei Ammoniten. *Paläont. Z.*, **34** (1) : 61-68, 1 fig.

KAUFFMAN, E. G., 1981. — Ecological Reappraisal of the German Posidoniens shiefer (Toarcian) and the stagnant Basin Model. *In* : J. GRAY, A. F. BOUCOT, W. B. N. BERRY Edit., Communities of the Past. Hutchinson Ross, Publ. Comp. Stroudsburg, Pennsylvania, USA : 311-381.

MANGOLD-WIRZ, K., 1963. — Biologie des Céphalopodes benthiques et nectoniques de la Mer catalane. *Vie Milieu*, suppl., **12** : 285 p.

MAKOWSKI, H., 1962. — Problem of sexual dimorphism in Ammonites. *Acta palaeont. pol.*, Varsovie, **12** : 92 p.

MARCHAND, D., 1984. — Ammonites et paleoenvironnements ; une nouvelle approche. *Géobios*, Mém. spéc., **8** : 101-107.

MARCHAND, D., J. THIERRY, 1974. — Les influences mésogéennes et boréales dans le Callovien de Bourgogne. *Bull. Soc. géol. Fr.*, 7e série, **16** (4) : 476-489.

PALFRAMAN, D. F. B., 1969. — Taxonomy of sexual dimorphism in Ammonites : morphogenetic evidence in *Hecticoceras brightii* (Pratt). *In* : Sexual dimorphism in fossil Metazoae and taxonomic implications. G. E. G. WESTERMANN Edit. : 126-154.

REYMENT, R. A., 1958. — Factors in the distribution of fossil cephalopods. *Stockh. Contr. Geol.*, **1** : 97-184.

— 1970. — Vertically in-bedded cephalopod shells. Some factors in the distribution of fossil cephalopods. 2. *Palaeogeogr. Palaeoecol. Palaeocl.*, **7** : 103-111.

— 1973. — Factors in the distribution of fossil cephalopods. *Bull. geol. Instn. Univ. Upsala*, N. S., **4** (2) : 7-41.

SAUNDERS, W. B., 1981. — A new species of *Nautilus* from Palau. *Veliger*, **24** (1) : 1-7.

SAUNDERS, W. B., C. SPINOSA, 1978. — Sexual dimorphism in *Nautilus* from Palau. *Paleobiol.*, **4** (3) : 349-358.

SAUNDERS, W. B., C. SPINOSA, 1979. — *Nautilus* movement and distribution in Palau, Western Caroline Islands. *Science*, **204** : 1199-1201.

SEILACHER, A., 1963. — Umlarung und Rolltransport von Cephalopoden-Gehäusen. *Neues Jb. Geol. Paläont. Mh.* : 593-615.

— 1982. — Posidonia shales (Toarcian, S. Germany). Stagnant basin model revalidated. *In* : Palaeontology, essential of historical Geology. Proceedings 1st Internat. Meet. : 25-55.

TARKOWSKI, R., 1986. — Analyse taphonomique d'une oryctocénose. Exemple de l'Oxfordien de Pologne. *Bull. Mus. nat. Hist. nat., Paris*, 4e sér., **8**, C, (2) : 247-255.

TINTANT, H., 1980. — Les épizoaires intrathalames, indice d'allochtonie des coquilles de céphalopodes. *8e Réun. a Sci. Terre*, Marseille : 348.

— 1982. — Autochtonie ou allochtonie chez les céphalopodes. *In* « Livre Jubilaire Gabriel LUCAS ». *Mém. géol. Univ. Dijon*, **7** : 257-271.

— 1984. — Exemples de nanismes chez les Nautiloïdes du genre *Paracenoceras* au Jurassique moyen. *Geobios*, Mém. spéc., **8** : 403-411, 3 fig., 1 pl.

WARD, P., 1983. — L'extinction des Ammonites. *Pour la Science* : 58-69.

WEAVER, J. S., J. A. CHAMBERLAIN, 1976. — Equations of motion for post-mortem sinking of cephalopod shells and the sinking of *Nautilus*. *Paleobiol.*, **2** : 8-18, 5 fig.

WENDT, J., 1971. — Genese und fauna submariner sedimentärer spaltenfüllengen im mediterranen Jura. *Palaeontographica*, série A, **136** (1-6) : 121-192.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **8**, 1986,
section C, n° 2 : 247-255.

Analyse taphonomique d'une oryctocénose : exemple de l'Oxfordien de Pologne

par Radoslaw Tarkowski

Résumé. — L'analyse taphonomique a été effectuée sur un niveau particulier d'âge Oxfordien inférieur (zone à Cordatum, sous-zone à Cordatum) du sud de la Pologne. L'étude des spectres de l'ensemble des fossiles récoltés, des spectres ammonitiques, et la présence d'épizoaires ont montré que les ammonites sont en grande partie autochtones. L'examen des fractures qui affectent les rostres de bélemnites permettent de penser que ceux-ci n'étaient pas rigides mais légèrement élastiques sur le vivant.

Abstract. — The present paper deals with the taphonomic analysis of a particular level of Lower Oxfordian (Cordatum zone — Cordatum subzone) in the south of Poland. The analysis of all of the collected fossils, of the ammonitic spectra and of the epifauna shows that most of the ammonites are autochtonous. Morever, the pattern of fractures on the rostra of the belemnits leads to conclude that they were in a not rigid but elastic state during life of those animals.

R. Tarkowski, *Instytut Geologii i Surowcow Mineralnych AGH, Al. Mickiewicza 30, 30-059 Krakow, Pologne.*

Introduction

La taphonomie, branche indépendante des études paléontologiques, a été créée en 1950 par le géologue soviétique J. A. Efremov. Elle se fonde sur des données biologiques, paléontologiques et géologiques pour rechercher les conditions de conservation des organismes. Le but principal des études taphonomiques est donc d'analyser les processus qui influencent la conservation des restes organiques successivement dans : 1) la biosphère : thanatocénose (rassemblement des restes d'organismes) ; 2) la lithosphère : taphocénose (rassemblement des restes d'organismes enfouis dans les dépôts) et oryctocénose (ensemble de tous les débris fossiles — animaux et plantes — qui sont trouvés dans la roche).

Matériel étudié

L'analyse taphonomique présentée ici a été faite sur les formations de l'Oxfordien inférieur qui affleurent à Zalas à l'ouest de Cracovie. Au toit des porphyres permiens, il existe d'excellents profils du Callovien et de l'Oxfordien. Au-dessus des dépôts du Callovien (sable, calcaire sableux, stromatolites), apparaissent les marnes et les calcaires de l'Oxfordien inférieur et moyen (Tarkowski, 1983*a*). Les profils de ces dépôts sont très intéressants

par la présence d'un grand nombre de fossiles et la possibilité d'études stratigraphiques banc par banc.

Le niveau analysé est une mince couche riche en fossiles. Sa position stratigraphique dans la succession des couches de l'Oxfordien est présentée sur la figure 1. Au-dessus des stromatolites calloviens apparaît un complexe de marnes avec oncolites (niveau 1 sur la figure), de marnes et calcaires argileux rouges, roses et jaunes (niveau 2). Au-dessus reposent les marnes et les calcaires gris à spongiaires de l'Oxfordien inférieur et moyen (niveau 5). Entre ces deux niveaux, il existe par endroits des lentilles de calcaire argileux gris-vert (niveaux 3 et 4) riches en fossiles. Seule la couche 4 a fait l'objet d'études taphonomiques détaillées.

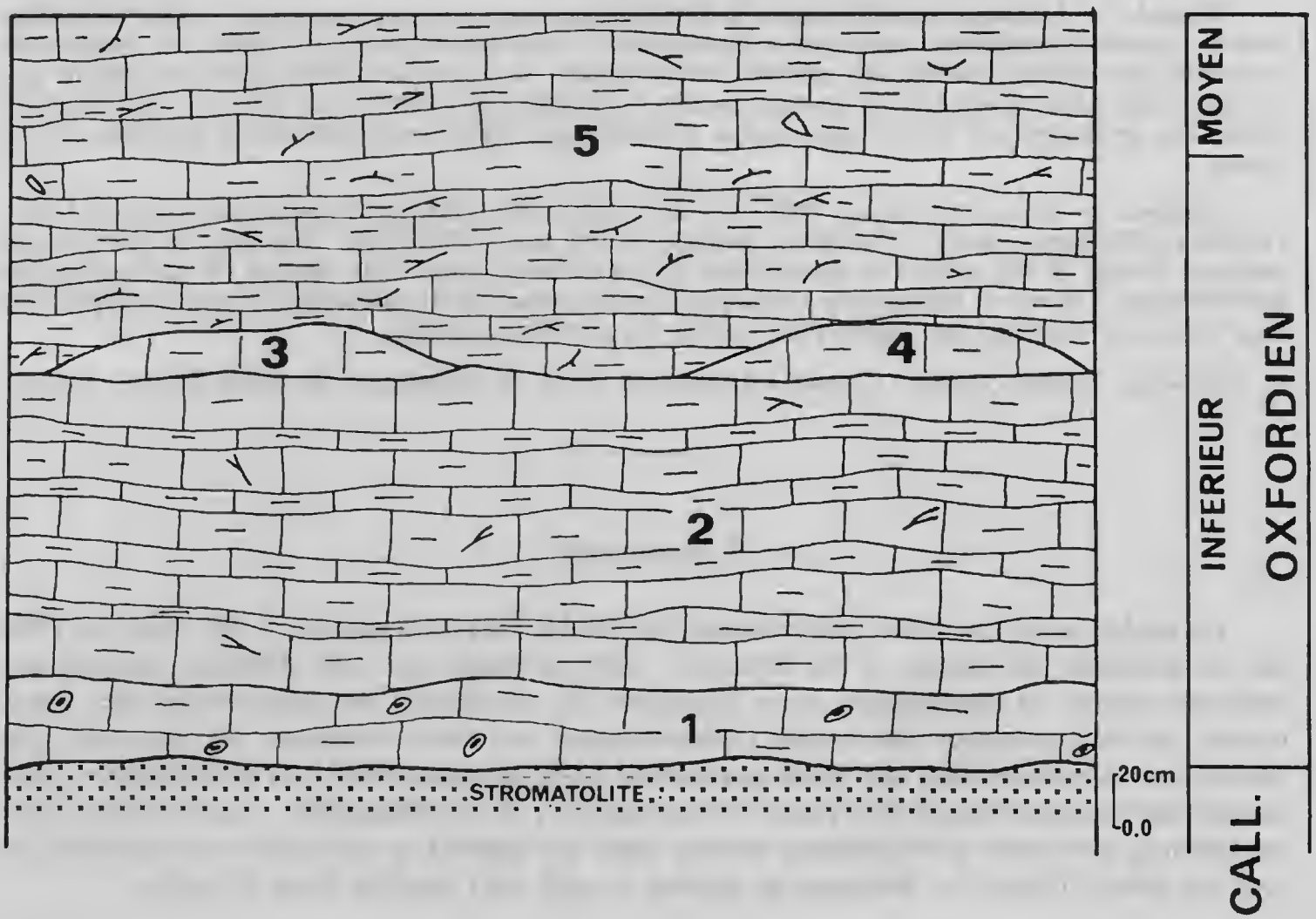


Fig. 1. — Schéma général de la répartition des couches étudiées : 1, marnes avec oncolites ; 2, marnes et calcaires argileux rouges, roses et jaunes ; 3 et 4, lentilles de calcaire argileux gris-vert à glauconie éparse ; 5, marnes et calcaires gris à spongiaires.

Caractéristiques lithologiques de la couche

La roche étudiée est formée de calcaires argileux gris-vert ; elle apparaît sous forme d'une lentille dont la surface dépasse 10 m^2 et dont l'épaisseur atteint 20 cm. Sa base n'est

pas séparée distinctement des marnes et des calcaires rouges sous-jacents, par contre le toit se distingue bien des marnes grises situées au-dessus. Par endroits, au toit de ce niveau 4, apparaît un mince liséré d'argiles vertes de quelques millimètres d'épaisseur, que l'on peut suivre dans toute la carrière de Zalas. De très nombreux fossiles caractérisent également ce niveau. Cette roche a un caractère grumeleux ; les grumeaux de couleur gris-jaune sont formés de morceaux de roche et de fossiles faiblement roulés ; l'espace entre les grumeaux est rempli d'argile verte. La roche a donc un aspect bréchique.

Position stratigraphique de la couche étudiée

Les ammonites trouvées dans le niveau 4 sont représentées par les espèces suivantes : *Cardioceras cordatum* (Sowerby), *C. asthonense* Arkell, *Taramelliceras oculatum* (Phillips), *Lissoceratoides erato* (d'Orbigny), *Neocampylites delmontanus delmontanus* (Oppel), *Mirosphinctes mirus* (Bukowski), *Perisphinctes cyrilli* Neuman, *Peltomorphites hoplophorus* (Buckman), *Parawedekindia arduenensis* (d'Orbigny), *Euaspidoceras paucituberculatum* Arkell. Les Cardioceratinae indiquent l'Oxfordien inférieur, zone à Cordatum, sous-zone à Cordatum et probablement la base de cette sous-zone (communication orale D. Marchand).

Analyse taxonomique de l'oryctocénose

L'analyse taphonomique de l'oryctocénose a été précédée par une brève analyse taxonomique. Elle a permis de connaître la composition quantitative et qualitative des fossiles. La composition des groupes de fossiles est représentée par un spectre circulaire pour l'ensemble de la faune des diverses zones de l'Oxfordien (fig. 2). Les ammonites constituent le groupe dominant (environ 75 %) et les bélemnites sont assez nombreuses (plus de 15 %) montrant une nette supériorité des organismes pélagiques ; les autres groupes, benthiques (lamellibranches, brachiopodes, gastropodes, échinoïdes), sont peu nombreux. Malgré quelques faibles variations, ces observations restent valables pour toutes les zones de l'Oxfordien.

Il est possible de ne représenter que la faune d'ammonites et, afin de montrer qu'un prélèvement est assez significatif du contenu d'une couche, les fossiles de la couche étudiée sont rassemblés par carrés de surface déterminée. La figure 3 présente les spectres ammonitiques obtenus par m^2 paléontologiques de la couche 4 (voir fig. 1) représentant la zone IV (base de la sous-zone à Cordatum). On y voit la différentiation en quantité des ammonites trouvées (nombre à droite) et la proportion des familles d'ammonites. Le spectre inférieur correspond à la moyenne obtenue pour les huit spectres présentés au-dessus.

Ces ammonites constituent un ensemble qui n'est connu nulle part ailleurs en Pologne. Les Perisphinctidae assez nombreux (macro- et microconques) semblent renfermer de nouvelles espèces. Les Cardioceratinae trouvés ne sont pas connus ailleurs en Pologne et les Peltoceratinae sont caractérisés par des microconques complets du genre *Parawedekindia* et des macroconques bien conservés des genres *Peltoceratoides* et *Peltomorphites*.

On remarque que les prélèvements dans chaque m^2 varient assez peu en composition les uns par rapport aux autres, soulignant la valeur de la méthode.

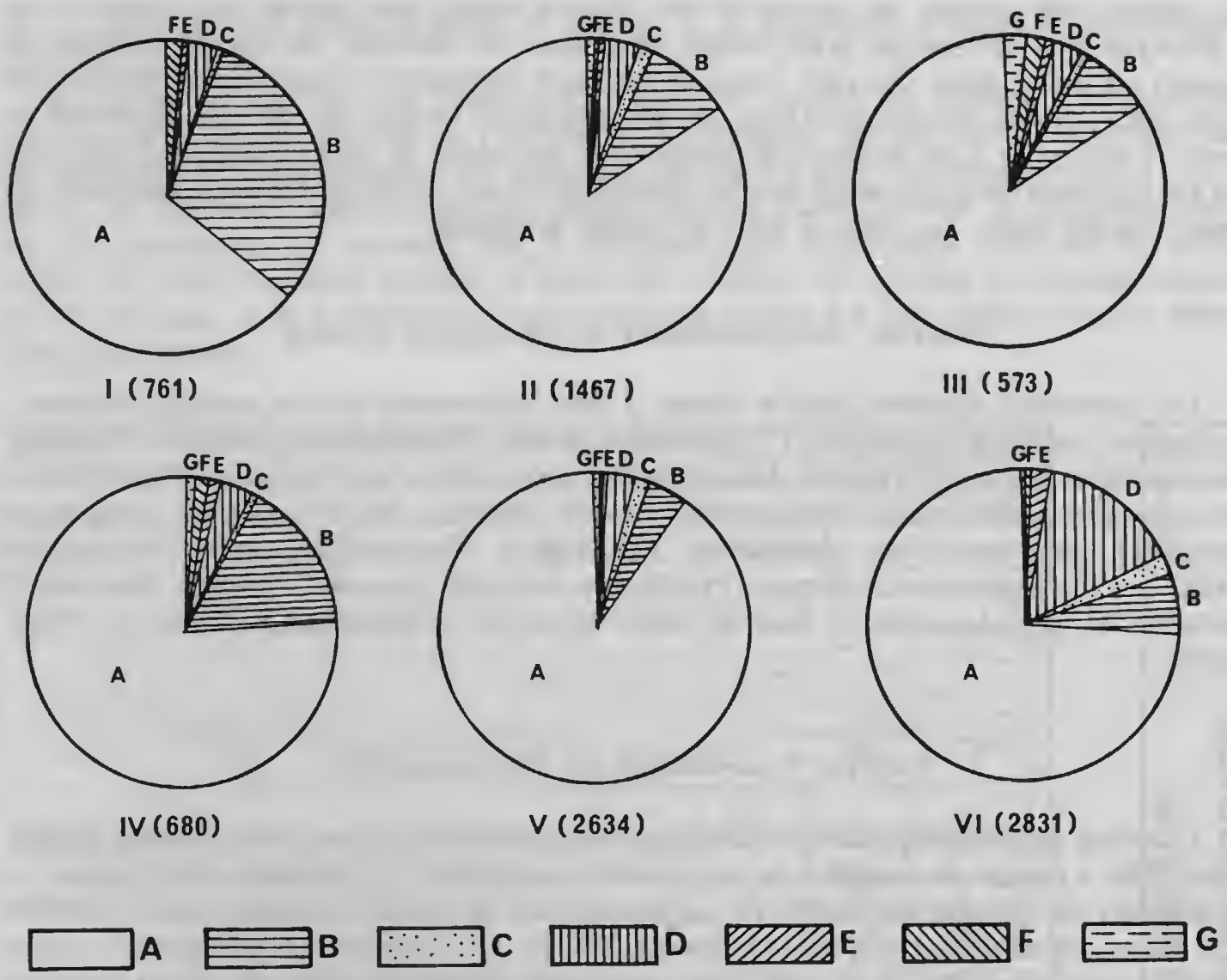


FIG. 2. — Spectres fauniques totaux des dépôts de l'Oxfordien inférieur du sud de la Pologne (éponges exclues). A, ammonites ; B, bélemnites ; C, rhynchonelles ; D, térébratules ; E, gastropodes ; F, lamellibranches ; G, échinoïdes. I à VI, zones et sous-zones d'ammonites : I, zone à Mariae ; II, sous-zone à Bukowskii ; III, intervalle comprenant les sous-zones à Costicardia et Cordatum ; IV, sous-zone à Cordatum (base) ; V, sous-zone à Cordatum (partie supérieure — horizon à Elizabethae) ; VI, sous-zone à Tenuicostatum (base de l'Oxfordien moyen). Entre parenthèses : nombre d'ammonites.

De la même façon on peut représenter, en regroupant les observations, la composition moyenne des diverses zones reconnues en Pologne (fig. 4). Les proportions entre les familles varient alors considérablement ; on observe la disparition des Peltoceratinae dans les zones V et VI, progressivement remplacés par les Aspidoceratinae. Ces variations peuvent être interprétées en termes de paléogéographie (TARKOWSKI, 1983*b*) mais aussi en termes de paléobathymétrie (DEBRAND-PASSARD, MARCHAND, 1979 ; MARCHAND, 1984) : ici on peut en déduire que de l'Oxfordien inférieur à l'Oxfordien moyen il y a une légère subsidence (augmentation des Perisphinctidae et Lissoceratidae).

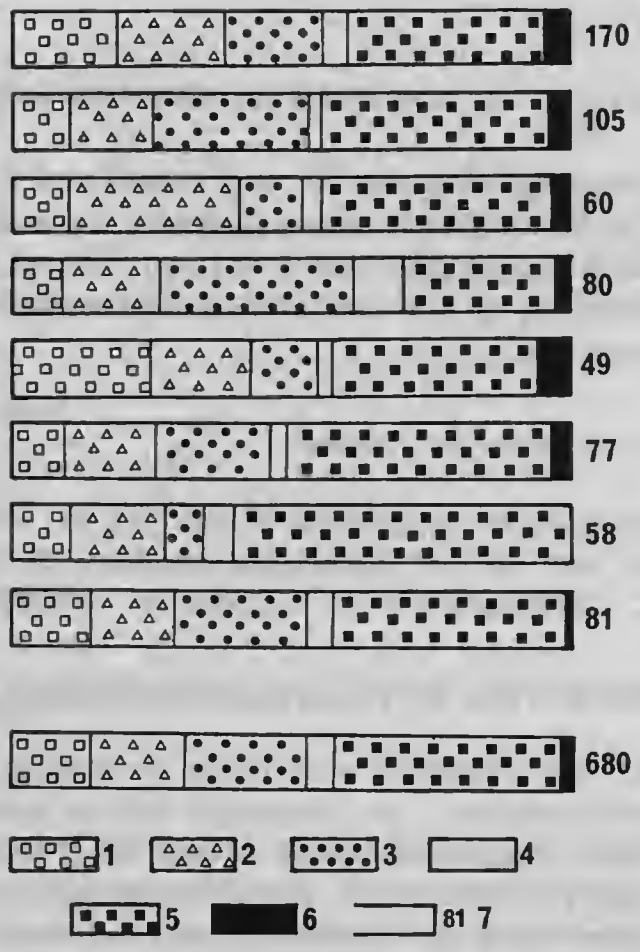


Fig. 3. — Spectres ammonitiques obtenus pour chaque m^2 analysé dans la zone IV de l'Oxfordien de Zalas. 1-6, familles et sous-familles d'ammonites : 1, Cardioceratinae ; 2, Oppelidae ; 3, Aspidoceratidae (Peltoceratinae et Euaspidoceratinae) ; 4, Lissoceratidae ; 5, Perisphinctidae ; 6, Phylloceratidae ; 7, nombre d'individus.

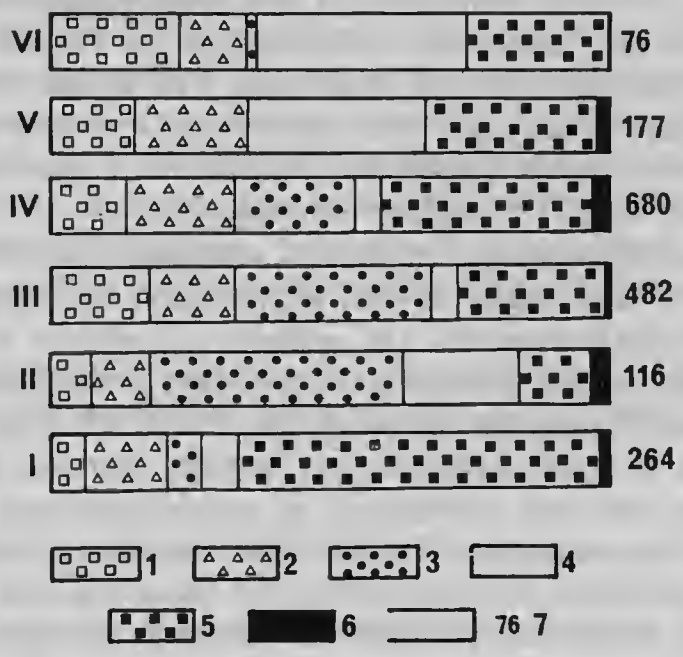


Fig. 4. — Répartition des ammonites dans les différentes zones et sous-zones de l'Oxfordien inférieur du sud de la Pologne (même légende que figure 3). Chiffres romains : voir figure 2.

Analyse taphonomique de l'oryctocénose

Pour obtenir une image du caractère et des conditions de conservation des restes d'organismes dans le dépôt, on analyse le matériel récolté sur le terrain. Il permet d'étudier le nombre des fossiles, leur état de conservation, la répartition et la position des restes dans la roche, le type de fossilisation, ce qui conduit à la détermination de la genèse des restes d'organismes dans l'oryctocénose.

a — *Imprégnation de la roche en fossiles*

Par le nom d'imprégnation on comprend le nombre de fossiles trouvés dans l'unité standard de la roche : sur une surface déterminée ou dans un volume déterminé de cette roche. Dans le cas étudié, l'imprégnation de la roche en fossiles atteint environ 50 %.

b — *Caractère général de l'état de conservation des fossiles*

La plupart des fossiles sont conservés sous forme de moules internes (ammonites, gastropodes, échinoïdes, lamellibranches) ; les bélemnites ont un rostre calcitique, les brachiopodes et parfois les échinoïdes apparaissent avec la coquille et le test conservés. Ces moules internes sont surtout formés par un calcaire argileux. On n'observe pas d'autres types de fossilisation. L'état de conservation des moules internes est bon.

Les ammonites ont d'ordinaire une face bien conservée (face supérieure visible pendant l'exploitation), l'autre étant souvent couverte de structures de type algaire ou même complètement détruite. Ces structures s'observent uniquement chez les ammonites. Elles ont souvent une loge d'habitation bien conservée ; le diamètre des spécimens peut atteindre 30 cm.

Les ammonites sont souvent déformées. Cette déformation consiste en une courbure plastique du moule interne de l'ammonite. La substance qui remplit le moule contient beaucoup de carbonate de calcium ; elle est plus dure que le matériel encaissant. Dans les moules on observe de longs canaux qui sont souvent des traces de creusement (bioérosion). On n'a pas observé de sélection de fossiles en fonction de la grandeur des échantillons. Les ammonites sont disposées à plat ou légèrement inclinées.

Le trait caractéristique des moules internes d'ammonites est l'abondance de l'épifaune. Elle apparaît sur la partie bien conservée de l'ammonite et est représentée par des serpules, des bryozoaires ou des lamellibranches. Les serpules constituent 95 % de l'épifaune. Elles recouvrent les moules internes des ammonites, sur la face latérale plutôt que sur la face ventrale, et sont situées indifféremment sur les loges d'habitation ou sur les phragmocônes. Elles sont fréquentes sur le bord ombilical. Les serpules spiralées et en forme de U dominent ; les serpules droites sont peu nombreuses et apparaissent, par exemple, entre les côtes des Perisphinctinae. Sur les ammonites récoltées (680 individus), l'épifaune (fig. 5) apparaissait seulement chez 37 individus (environ 6 %). On remarque que les Peltoceratinae et les Perisphinctinae sont plus facilement colonisés car ces deux groupes se caractérisent par une costulation dense et transversale.

On a constaté aussi que quelques échantillons ont des empreintes de serpules intratha-

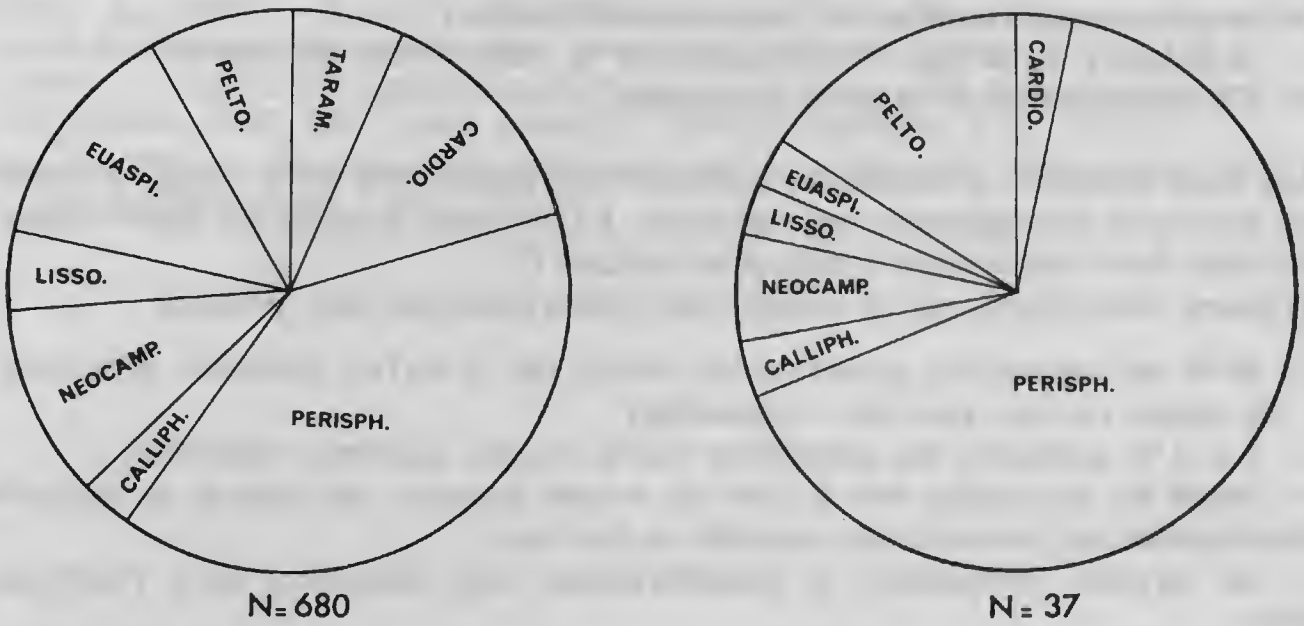


FIG. 5. — Comparaison entre les spectres obtenus pour l'ensemble des ammonites (N = 680) et pour les ammonites avec épifaune (N = 37).

lames (TINTANT, 1982) que l'on trouve toujours dans la loge d'habitation des moules internes des ammonites. Antérieurement elles se trouvaient sur la partie interne de la loge.

Les bélemnites représentent le deuxième groupe de fossiles par la quantité. Bien qu'elles apparaissent en grand nombre, on rencontre rarement des individus complets. Au cours de l'exploitation, beaucoup de bélemnites ont été brisées selon des fractures perpendiculaires à l'axe des rostres. On n'a pas constaté de courbure des rostres sauf dans quelques cas. Sur 180 individus trouvés, 30 % étaient brisés à moitié. Ceci est très caractéristique et n'avait pas été noté jusqu'ici chez les bélemnites : une partie de l'individu est cassée et l'autre partie est plastiquement déformée. Un grand nombre de rostres (environ 30 %) sont recouverts par l'épifaune : serpules, Bryozoaires et huîtres. Les serpules dominent mais la représentation des deux autres groupes est plus grande que dans le cas des ammonites. De même, de nombreux rostres (environ 30 %) présentent une destruction partielle de la surface : en règle générale, ce sont des enfoncements et des cannelures transversales ou obliques par rapport à l'axe du rostre, de différentes largeurs. Les serpules apparaissant sur les rostres sont dans l'axe ou non ; les bryozoaires sont représentés par *Cyclostomata* ; les lamellibranches par *Ostrea*.

Les autres groupes fossiles, brachiopodes, lamellibranches, gastropodes, échinoïdes, à cause de leur rareté, n'ont pas permis de faire des observations précises.

CONCLUSIONS

Les observations faites sur le terrain permettent de tirer des conclusions sur la formation (genèse) de la couche étudiée et des fossiles qui y sont trouvés. On peut tenir pour acquis :

— la présence de coquilles de tailles très différentes ;
— la présence de la loge d'habitation chez la majorité des ammonites ;
— l'homogénéité de la faune d'ammonites.

Les deux premières constatations indiquent une autochtonie de la faune, d'autant plus que les épizoaires intrathalames sont rarissimes. La troisième implique un dépôt rapide, sans doute d'une durée équivalente à celle d'un horizon (?).

D'autres observations sur le terrain sont d'interprétations plus délicates :

— 80 % des ammonites, quand on les récolte, ont la surface inférieure détériorée (érodée) ; les algues en sont peut-être responsables ;
— 2 à 3 % seulement des ammonites ont la surface supérieure détériorée ;
— toutes les ammonites sont à l'état de moules internes ; par contre, les échinoïdes et les brachiopodes ont souvent leur coquille ou leur test ;
— les serpules, bryozoaires et lamellibranches sont abondants dans l'épifaune des coquilles ;
— les rares ammonites couvertes d'épifaune le sont soit par des serpules (85 % des cas), soit par des lamellibranches ou des bryozoaires (15 % des cas) ;
— les rostres de bélemnites sont partiellement détruits, résultat de l'activité de carnivores (?) tels que des crabes ;
— les bélemnites sont trouvées en grande quantité, ce qui donne ce qu'on appelle « un champ de bataille de bélemnites » ;
— les fossiles sont calcaires alors que la roche entre les fossiles est plutôt argileuse (diagenèse différentielle ?) ;
— la déformation plastique des bélemnites impliquerait que, durant la vie de l'animal, le rostre n'était pas rigide mais légèrement élastique ; après la mort il se serait lithifié ;
— l'argile verte qui recouvre les lentilles ou la surface du niveau rouge (sous-jacent) pourrait être due à une dissolution du calcaire glauconieux ;
— l'abondante concentration des céphalopodes reste sans explication claire.

L'auteur exprime ses remerciements à D. Marchand et J. Thierry qui ont bien voulu revoir le texte français et exprimer leurs remarques.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Debrand-Passard, S., D. Marchand, 1979. — Réflexions sur la répartition des Ammonoidés dans l'est et le sud du Bassin parisien au Callovien supérieur (zone à Lamberti) et à l'Oxfordien inférieur (zone à Mariae). *Bull. Bur. rech. géol. min.*, 2e sér., **4** (2) : 103-112.

Donovan, D. T., J. H. Callomon, M. K. Howarth, 1981. — Classifications of the Jurassic Ammonitina. *In* : The systematic association. Special volume n° 18 : 101-157.

Efremov, J. A., 1950. — Taphonomie et annales géologiques. *Trudy paleont. Inst.*, **24** (1) : 1-178 (en russe).

Marchand, D., 1984. — Ammonites et paléoenvironnements : une nouvelle approche. 1er Congrès de Paléoécologie, Lyon, *Géobios*, Mém. special 8 : 101-107.

TARKOWSKI, R., 1983*a*. — Biostratigraphie ammonitique de l'Oxfordien inférieur et moyen des environs de Cracovie. *Zesz. nauk. Akad. górn.-hutn. Krakow.*, Geologia, **9** (3) : 1-80.

— 1983*b*. — Analyse des spectres ammonitiques de l'Oxfordien inférieur et moyen des environs de Cracovie. *Zesz. nauk. Akad. górn-hutn. Krakow.*, Geologia, **9** (3) : 81-107.

TINTANT, H., 1982. — Autochtonie ou allochtonie chez les céphalopodes. *Mém. Géol. Univ. Dijon,* Livre Jubilaire Gabriel Lucas : 257-271.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **8**, 1986,
section C, n° 2 : 257-267.

Taphocœnoses et restes alimentaires de Vertébrés carnivores

par Cécile Poplin

Résumé. — Les principales sortes de restes alimentaires de Vertébrés carnivores sont passées en revue (reliefs, pelotes de régurgitation, résidus gastriques et fèces). Les pertes d'information de ces taphocœnoses très particulières par rapport aux biocœnoses d'origine sont discutées, ainsi que l'intérêt que, malgré tout, présente leur étude.

Abstract. — The main types of alimentary remains from carnivorous Vertebrates are reviewed (scraps, regurgitation pellets, gastric residues, feces). The loss of information involved with regard to the primary biocoenoses, as well as the interest of these particular taphocoenoses are discussed.

Mots-clés. — Taphocœnose, coprolithe, vertébrés, résidus digestifs.

C. Poplin, *Institut de Paléontologie du Muséum national d'Histoire naturelle, UA 12 du CNRS, 8, rue Buffon, 75005 Paris.*

Les taphocœnoses communément analysées par les paléontologues sont des assemblages de fossiles résultant d'une sélection opérée par les conditions mécaniques et chimiques du milieu, aussi bien au moment de la mort des organismes que depuis. Ces conditions, qui font l'objet de nombreuses contributions au présent volume, sont également responsables de l'état de conservation des restes d'organismes : complet, désarticulé ou fragmenté. Moins fréquentes sont les associations de fossiles qui ont pour origine une action animale, en l'occurrence l'alimentation des Vertébrés carnivores : j'exclus en effet de cet exposé la nutrition des Invertébrés que je connais mal et qui a semble-t-il laissé peu de traces clairement reconnaissables, de même que celles des régimes végétariens, généralement discrètes et qui retiennent l'attention des paléobotanistes (sur ces deux sujets, voir Scott & Paterson, 1984).

Les Vertébrés carnivores fossiles ont laissé à la nature, sous des formes très diverses, des restes alimentaires contenant des fragments plus ou moins déterminables de leurs proies qui constituent des taphocœnoses d'un type particulier. Nous allons voir de manière succincte comment, par rapport aux biocœnoses originelles, les pertes d'information dues aux facteurs du milieu sont aggravées au départ par le tri opéré par les prédateurs et leurs physiologies alimentaires. L'article de M.-F. Bonifay du présent volume traite un sujet comparable où l'Homme intervient dans la sélection des restes osseux qui nous parviennent fossilisés.

Nature et anatomie des proies

L'aptitude différentielle des animaux à se fossiliser est, cela va de soi, un filtre majeur dans les processus qui lient une thanatocœnose à sa taphocœnose finale. Mais, avant même que la fossilisation fasse son œuvre, des squelettes animaux subissent en fonction de leur nature et de leur anatomie la digestion par les prédateurs.

Selon leur nature, qu'elle soit calcaire ou siliceuse, osseuse et/ou cartilagineuse, les squelettes sont plus ou moins attaqués par les sucs gastriques et les associations de fossiles qui nous livrent, tels des instantanés, les principaux stades de la digestion témoignant de l'efficacité de cette sélection comme il est dit plus loin. On comprend, par exemple, que les Cyclostomes mésozoïques et cénozoïques aux dents cornées et au squelette non calcifié ne figurent pas aux menus apparents des Vertébrés carnivores. A l'inverse, les dents recouvertes d'émail, et les écailles protégées par leur ganoïne subissent sans grands dommages les transits intestinaux et forment le contingent le plus important des éléments reconnaissables dans les coprolithes.

Selon leurs anatomies, les proies réagissent différemment à la mastication et à la digestion chimique. Ceci amène la distinction de trois catégories de squelettes animaux.

1 — *Les colonies construites dont les Madréporaires sont un vaste exemple* : elles pourraient théoriquement figurer à l'état de fragments dans les taphocœnoses traitées ici. Mais, autant que je sache, les Poissons qui vivent actuellement dans les récifs coralliens se contentent de brouter les éléments vivants des madrépores et ne s'attaquent pas aux squelettes des colonies. Par ailleurs, je n'ai pas connaissance de résidus digestifs fossiles de Vertébrés comportant de tels éléments squelettiques.

2 — *Les squelettes formés d'un seul ou d'un très faible nombre d'éléments qui sont facilement dissociés avant ou au cours de la digestion, en général d'identification relativement facile.* Dans le cas des Bivalves il semble qu'actuellement la plupart de leurs prédateurs en ingurgitent seulement la partie vivante comestible, abandonnant sur les lieux de leur repas les coquilles vides : c'est le cas des Morses qui sont à leur tour pourchassés par les Esquimaux friands des fruits de mer ainsi préparés et accumulés dans l'estomac de ces Mammifères marins. On sait aussi que de nombreux Oiseaux marins comme les Mouettes brisent les coquilles en les laissant tomber sur les rochers ou en tapant dessus avec des galets. Les résidus digestifs de ces animaux ne révèlent pas la nature « conchyliophage » de leur régime alimentaire, mais les amas de coquilles laissées sur le sol constituent des thanatocœnoses dont il sera de nouveau question plus loin. Citons encore les Céphalopodes actuels et fossiles qui ont peu d'éléments durs fossilisables : coquilles ou « os », et pièces buccales. Ils constituent un menu de choix pour les Cachalots et les Dauphins actuels comme ce fut, semble-t-il, le cas pour les Ichthyosaures dont les résidus digestifs contiennent souvent des pièces buccales de Bélemnites (cf. p. 261).

3 — *Les squelettes constitués d'éléments multiples comme ceux des Arthropodes et des Vertébrés.* On sait combien la précision de l'identification systématique de ces restes fossiles

est en fonction inverse de leur dissociation dans les gisements. Les paléovertébristes par exemple sont fréquemment confrontés à deux difficultés majeures : celle de nommer le tout au moyen de la partie, et celle d'assembler correctement en un taxon des éléments différents mélangés aux restes d'autres taxons (= reconstituer l'image du puzzle à partir de quelques morceaux mêlés à d'autres puzzles incomplets...). Les liaisons responsables de la cohésion du squelette résistent plus ou moins aux mécanismes digestifs : les sutures, à fortiori les synostoses, sont les plus solides, les autres sortes d'articulation le sont moins car elles comportent des tissus décomposables ou digestibles. Citons encore les dents, épines, écailles et denticules de tous styles qui, pour peu qu'ils ne soient maintenus que par des tissus conjonctifs, se retrouvent pêle-mêle dans les résidus digestifs.

Au total, dès la constitution de ces thanatocœnoses, les proies portent en elles-mêmes de manière intrinsèque des causes de pertes d'information (dont certaines peuvent aussi agir en dehors de toute action animale) : soit que les proies ne comportent pas de parties fossilisables, soit que ces dernières soient aisément isolées par les prédateurs qui consomment les seules parties périssables, soit enfin que ces fossiles soient d'une nature qui les rende difficiles à déterminer dans ces conditions.

Régime alimentaire des prédateurs

Que celui-ci opère un tri important dans une biocœnose n'a guère besoin d'être démontré. Il est certes lié à la nature plus ou moins exclusivement carnivore des prédateurs et à la variété de leurs menus qui peut aller d'une spécificité stricte, comme celle du Fourmilier, à l'éclectisme de nombre de Vertébrés actuels. Un autre facteur ne doit pas être négligé : l'adéquation entre la taille des victimes et celle des prédateurs qui, sans être une règle absolue, est une contrainte majeure.

Étapes de l'alimentation

A cours de leur nutrition, les Vertébrés abandonnent des résidus alimentaires susceptibles de comporter des restes fossilisables dont la diversité s'appauvrit au fur et à mesure que la digestion progresse. Les raisonnements actualistes, déjà fort utilisés ci-dessus, prennent ici toute leur ampleur et permettent la compréhension de certaines taphocœnoses dont la disposition ne peut guère s'expliquer que par une action animale. Considérons donc les vestiges laissés par les quatre principales phases de l'alimentation en les illustrant par des exemples choisis dans les temps passés et présents.

1 — *Les reliefs*

Ce mot est pris dans son sens ancien : les restes de victuailles sur la table après le repas, ceux-là mêmes auxquels s'attaquent « le Rat de Ville et le Rat des Champs ». Les coquilles de Bivalves abandonnées par les Morses et les Oiseaux de mer ont déjà été évoquées. Continuons avec l'exemple des Renards, des Viverridés ou des Oiseaux de proie dont

les retraites se reconnaissent aux amoncellements des squelettes de leurs captures. Il n'y a pas si longtemps, les Ours et les Lions des cavernes apportaient ainsi dans leurs grottes ou leurs karsts favoris des carcasses qu'ils rongeaient et qui font maintenant le bonheur des paléontologues et des préhistoriens étudiant les faunes pliopléistocènes. L'origine de telles sortes de thanatocœnoses est d'autant plus difficile à reconnaître que l'on remonte loin dans des temps où les biocœnoses étaient très différentes de celles que nous connaissons. Zangerl & Richardson (1963) en décrivent des exemples démonstratifs dans les gisements de schistes noirs pennsylvaniens (Carbonifère supérieur) de l'Indiana (USA) : à côté d'autres assemblages fossiles sur lesquels je reviendrai, ils ont trouvé bon nombre de Poissons mordus ou partiellement mutilés qui auraient été abandonnés par leurs prédateurs sans être avalés. Ces Poissons sont en effet complets ou presque, en connexion, et ne portent pas trace d'attaque chimique (pl. II, B).

Les reliefs se présentent donc de manière variable : ils sont aisément déterminables dans le cas des Bivalves et des Poissons de l'Indiana, ils peuvent l'être moins dans le cas des grands carnassiers des cavernes, pour peu que ces derniers aient broyé avidement les diaphyses et les crânes de leurs victimes.

2 — *Les pelotes de régurgitation*

Beaucoup de Rapaces nocturnes actuels ont l'habitude de régurgiter les parties non digestibles de leur repas : ce sont pour l'essentiel les squelettes désarticulés de leurs proies habituelles, petits Rongeurs et Insectivores. Mélangés et agglutinés les uns aux autres par des fibres végétales, ou des poils et du mucus séché, ces os constituent des boulettes de deux à trois centimètres de diamètre trouvées en grande quantité à l'aplomb des nids et des perchoirs. Les sucs gastriques n'ont pas eu le temps de faire leur œuvre comme en témoigne l'état des os et des crânes qui sont le plus souvent complets. Ainsi que l'a justement fait remarquer L. David au cours de la discussion qui a suivi la présente communication, nombre d'amas de microfaunes fossiles trouvés dans les puits à phosphorites du Quercy sont manifestement dus à de telles régurgitations.

L'intestin des Requins actuels est muni d'une valvule spirale qui s'oppose absolument au transit d'éléments non digestibles. Pour se débarrasser de ces derniers il n'y a d'autre solution que de vomir, si bien que la littérature consacrée à ces animaux fourmille de descriptions impressionnantes sur les panoplies que les plus voraces d'entre eux doivent restituer : Gudger (1949), par exemple, fait une sorte de « bilan stomacal » de six individus de *Galeocerdo tigrinus* qui révèle, outre des squelettes de Poissons et d'Oiseaux de mer, des crânes et des carapaces de Tortues, des vertèbres, des crânes et des sabots de Vache et de Cheval, jusqu'à des boîtes de conserve...

Deux séries de taphocœnoses à Poissons du Pennsylvanien d'Amérique du Nord permettent de penser que les « Requins » du Carbonifère supérieur avaient les mêmes facultés de régurgitation que leurs descendants actuels. Ce sont les schistes noirs de l'Indiana, déjà cités, et les nodules du Kansas. Dans ces gisements Zangerl & Richardson (1963) et Poplin (1974) ont décrit des amas d'os dermiques et viscéraux désarticulés, d'écailles, et des fragments de nageoires tassés les uns contre les autres qui appartiennent à un ou deux individus de taxons différents ou non (Actinoptérygiens, auxquels s'ajoutent les Chondrichthyens et les Acanthodiens pour l'Indiana). Ces assemblages forment des masses bien

circonscrites pouvant atteindre 5 cm de diamètre dans le Kansas (pl. I, B) et une douzaine de centimètres dans l'Indiana. Leur aspect ressemble à s'y méprendre à celui des pelotes de régurgitation de rapaces décrites plus haut et ne saurait être rapproché des squelettes dissociés par les seules actions du milieu, microbiennes et mécaniques, comme cela est observé dans la plupart des gisements à Poissons : dans ce dernier cas les os sont isolés et plus ou moins disséminés dans la gangue. Les nodules du Kansas contiennent aussi plusieurs centaines d'endocrânes de Paléoniscides, isolés et en excellent état de conservation, pas un seul Poisson dont les os soient en connexion et deux fragments seulement de crânes dermiques : ces proportions très inhabituelles sont inverses de celles qui caractérisent les gisements classiques où os dermiques et individus complets dominent, voire forment les seuls éléments figurés de l'ichthyofaune. Cette abondance presque exclusive des endocrânes peut, elle aussi, être comprise comme résultant de régurgitations de prédateurs comme les Chondrichthyens : les endocrânes des Paléonisciformes sont massifs, composés d'une ou deux ossifications seulement, et devaient former des éléments particulièrement indigestes. La perte d'information affectant la détermination de la faune est ici patente quand on sait que la plupart des critères utilisés dans la systématique des Actinoptérygiens ne concernent pas l'endocrâne (Poplin, 1984).

3 — *Les contenus gastriques*

Ils diffèrent du cas précédent en ce qu'ils sont conservés en place dans la cavité viscérale des fossiles. Leur état est très variable en fonction de l'avancement de la digestion qu'ils ont subie : depuis les proies dont les os sont restés en connexion comme ce petit Téléostéen bien visible dans le corps d'un *Caturus* crétacé du Canjuers (pl. I, A) jusqu'aux contenus gastriques des Ichthyosaures liasiques de Lyme Regis (Angleterre) et Holzmaden (RFA) qui contiennent trois ou quatre genres de Bélemnites représentées par leurs seules pièces buccales (Pollard, 1968).

4 — *Les fèces*

Ayant subi tous les processus digestifs, il est bien connu que leur matière est pauvre en restes fossilisables et aisément déterminables. Les coprolithes de Lyme Regis et de Holzmaden attribués aux Ichthyosaures cités ci-dessus ne contiennent pas de pièces buccales de Bélemnites (Pollard, 1968, suppose qu'elles étaient régurgitées afin de ne pas blesser les muqueuses intestinales) mais des restes de Poissons en grand nombre. Ce sont principalement des écailles isolées et des rayons de nageoires protégés par leur ganoïne : la détermination de tels matériels est particulièrement difficile et l'on peut se montrer fort satisfait que leur attribution ait pu être poussée jusqu'à *Pholidophorus* sp. De même dans les coprolithes de l'Indiana, Zangerl & Richardson (1963) n'ont observé que des fragments osseux indéterminables, ou, au mieux, des écailles d' « Acanthodiens » (pl. II, A) ou de « Paléoniscides ».

Conclusion

Dans la nature actuelle les restes alimentaires des Vertébrés contiennent souvent des traces plus ou moins identifiables des biocœnoses dont ils sont tirés ; de même les couches géologiques livrent, plus souvent qu'on ne pourrait l'imaginer à priori, des assemblages fossiles dont l'identité d'origine avec les précédents est sinon toujours prouvée, du moins très vraisemblable. Cette petite restriction oblige à cette prudence qui est de rigueur chez les paléontologues. En plus de celles subies au cours de la mise en place des taphocœnoses habituelles, des pertes d'information supplémentaires importantes sont dues à ces actions animales. La plupart tiennent aux prédateurs eux-mêmes : à leurs régimes alimentaires, à leurs modes de digestion et aux étapes de cette dernière qui se traduisent par des assemblages fossiles caractéristiques et sont autant de filtres successifs appauvrissant la thanatocœnose originelle.

Il ne faut pourtant pas négliger l'étude de ces restes qui sont souvent les seuls dont nous disposions comme le prouvent plusieurs des exemples cités au cours de ce travail (Poissons carbonifères du Kansas et de l'Indiana, pelotes de régurgitation des phosphorites du Quercy sans lesquelles la microfaune vertébrée contemporaine de ces formations serait moins bien connue). Il ne faut pas non plus sous-estimer les renseignements que ces thanatocœnoses nous apportent et les hypothèses qu'elles peuvent susciter. Ces dernières peuvent concerner la physiologie des prédateurs : un exemple est celui des Chondrichthyens carbonières de l'Indiana dont Zangerl et Richardson (1963) supposent que l'estomac sécrétait moins d'acide chlorhydrique que celui des Requins actuels, eu égard au grand nombre de régurgitations découvertes et aux faibles traces d'attaque chimique observées dans les résidus gastriques.

Les restes alimentaires où sont identifiés des taxons différents constituent une preuve indiscutable de la contemporanéité de ces derniers qui peut être invoquée à l'occasion d'une présomption de remaniement dans d'autres gisements ; ils démontrent aussi, avec un risque d'erreur faible, que ces différentes proies vivaient dans un même biotope à moins que leur prédateur ait été particulièrement ubiquiste.

Qu'ils soient « reliefs », « pelotes de régurgitation », « contenus gastriques » ou « fèces », tous ces restes alimentaires forment des thanatocœnoses pour lesquelles il serait facile de forger à grands coups de racines grecques autant de noms spécialisés auxquels s'adjoindrait le préfixe « paléo » dès lors qu'ils désigneraient des taphocœnoses. Ainsi le terme « coprocœnose » est-il déjà parfois employé, auquel celui de « paléocoprocœnose » fait écho. De manière plus globale, on pourrait nommer « leipsacœnoses » (de λειψαμα = reste de repas) les thanatocœnoses contenues dans les restes alimentaires de toutes natures, et « paléoleipsacœnoses » les taphocœnoses correspondantes. Mais le propos de cet article n'est pas d'encombrer outre mesure la nomenclature taphonomique déjà bien riche. Il est plutôt de souligner l'existence et la valeur informative des restes alimentaires des Vertébrés dans les couches géologiques.

Merci à J.-Y. Crochet, F. Debrenne, C. de Muizon, A. Lauriat-Rage et S. Wenz pour les informations qu'ils m'ont données à l'occasion de la rédaction de ce travail, à D. Heyler qui a relu le manuscrit, à D. Serrette qui s'est chargé des photographies, à F. Pilard, qui a monté les planches.

RÉFÉRENCES CITÉES

GUDGER, E. W., 1949. — Natural history notes on tiger sharks, *Galeocerdo tigrinus*, caught at Key West, Florida, with emphasis on food and feeding habits. *Copeia*, (1) : 39-47, 2 pl.

POLLARD, J. E., 1968. — The gastric contents of an Ichthyosaur from the Lower Lias of Lyme Regis, Dorset. *Paleontology*, **11** (3) : 376-388, 2 fig., 2 pl.

POPLIN, C., 1974. — Étude de quelques Paléoniscidés pennsylvaniens du Kansas. *Cah. Paléont.* : 151 p., 48 fig., 50 pl.

— 1984. — *Lawrenciella schaefferi*, n. g., n. sp. (Pisces : Actinopterygii) and the use of endocranial characters in the classification of the Palaeonisciformes. *J. Vert. Paleont.*, **4** (3) : 413-421, 3 fig.

SCOTT, A. C., & C. PATERSON, 1984. — Techniques for the study of plant/Arthropod interactions in the fossil record. *Geobios*, Mém. spéc., (8) : 11-16, 1 pl.

ZANGERL, R., & E. S. RICHARDSON, 1963. — The paleoecological history of two pennsylvanian black shales. *Fieldiana*, Geol. Mem., (4) : 239 p., 51 fig., 58 pl.

PLANCHE I

A — *Caturus* sp. ayant avalé un petit Téléostéen. Crétacé, Canjuers (France). Cliché aimablement prêté par S. WENZ.

B — Nodule pennsylvanien du Kansas contenant un fragment d'endocrâne, des écailles, trois cleithrums, un maxillaire et divers autres éléments dermiques ou viscéraux de Paléonisciforme. Partie et contrepartie, × 1.

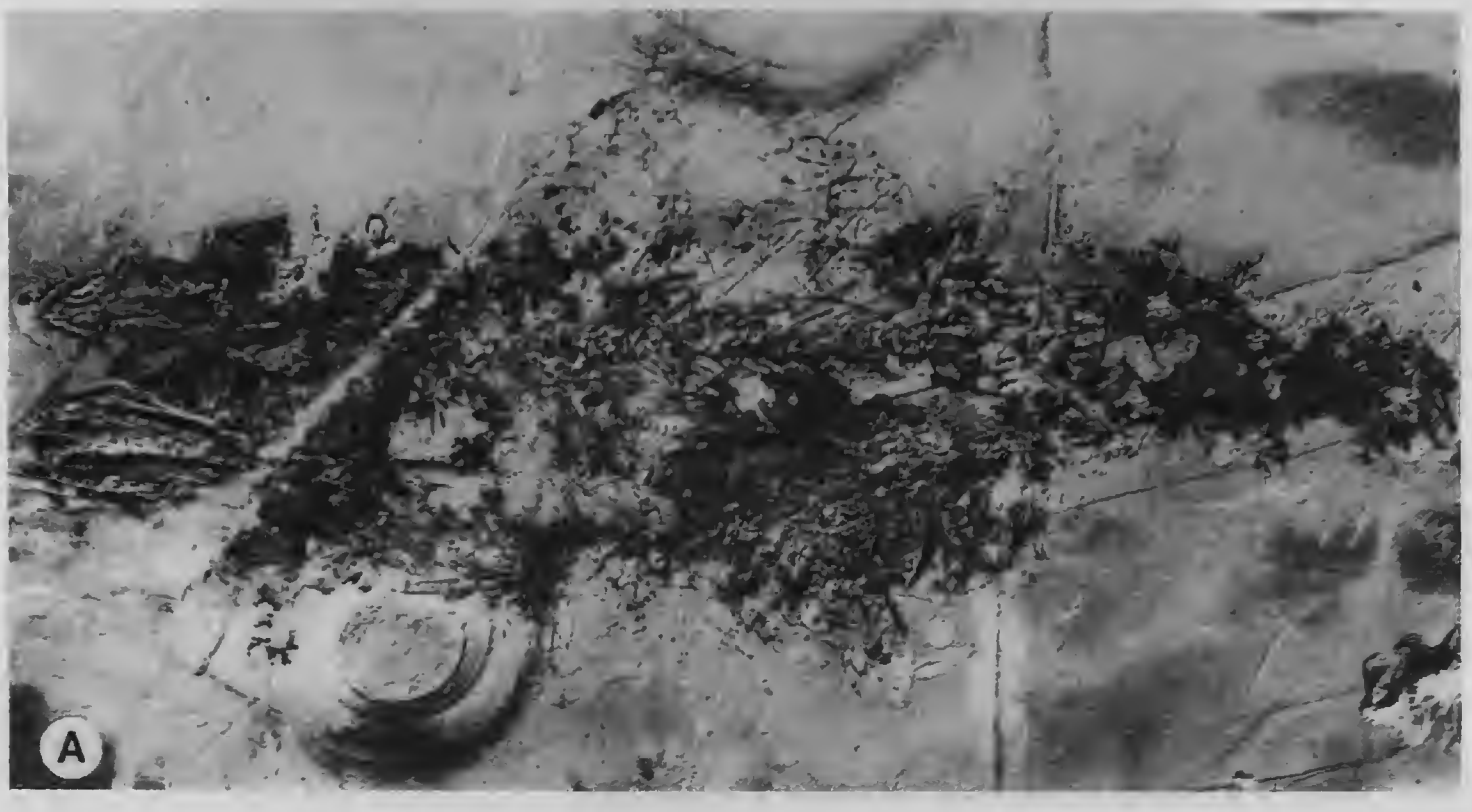


PLANCHE I

PLANCHE II

A — Section d'un coprolithe contenant des écailles d'Acanthodien.
B — Radiographie d'un Paléonisciforme mutilé.

Documents tirés de ZANGERL & RICHARDSON (1963). Pennsylvanien de l'Indiana, USA.

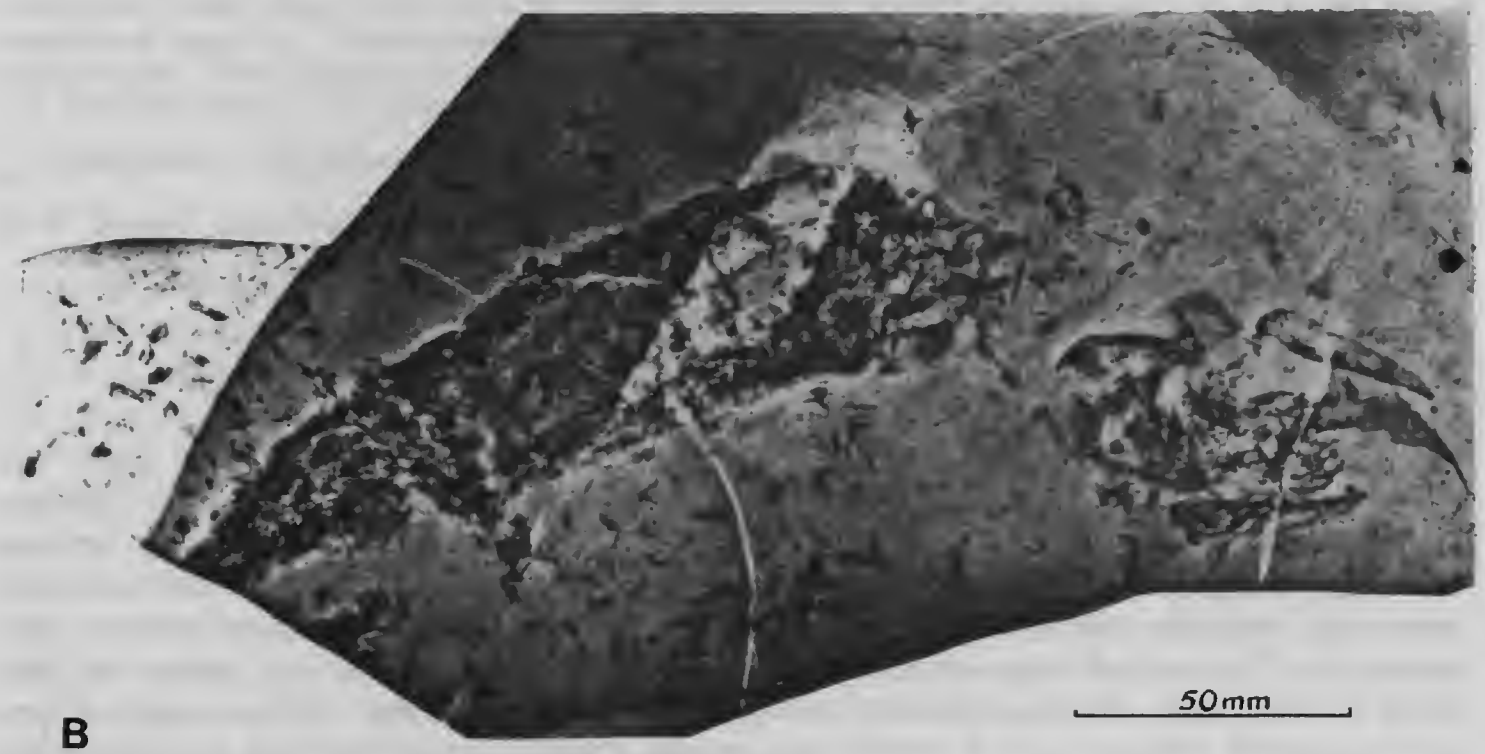


PLANCHE II

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **8**, 1986,
section C, n° 2 : 269-281.

Intérêt des études taphonomiques au Pléistocène ancien : Soleilhac et Ceyssaguet (Blanzac, Haute-Loire)

par Marie-Françoise Bonifay

Résumé. — La répartition qualitative et la distribution quantitative des fossiles provenant du gisement préhistorique de Soleilhac-Centre sont différentes de celles observées dans le site naturel contemporain. On peut observer sur les restes de Cervidés du gisement préhistorique un grand nombre de dents et d'ossements dissociés. Dans le site naturel, des mâchoires complètes et des fragments de squelette sont en connexion anatomique. L'étude taphonomique des amas A et B de Ceyssaguet permet de mettre en évidence un profil de prédation. Il est vraisemblable que le choix qui apparaît en comparant les os absents des espèces chassées soit dû à un choix fait par l'homme et non par l'animal.

Abstract. — Qualitative and quantitative fossils distributions from Soleilhac-Center (prehistoric site) are different from these of natural contemporaneous layer. In prehistoric-site, there are more dissociated bones than in natural layer where many whole mandibulars and parts of squeleton are in anatomical position. Taphonomic study from Ceyssaguet brings accumulations faunas clearly near sample prey. The comparison of absent bones in hunted species shows a choice. It is hardly credible that this choice is an human choice and not an animal choice.

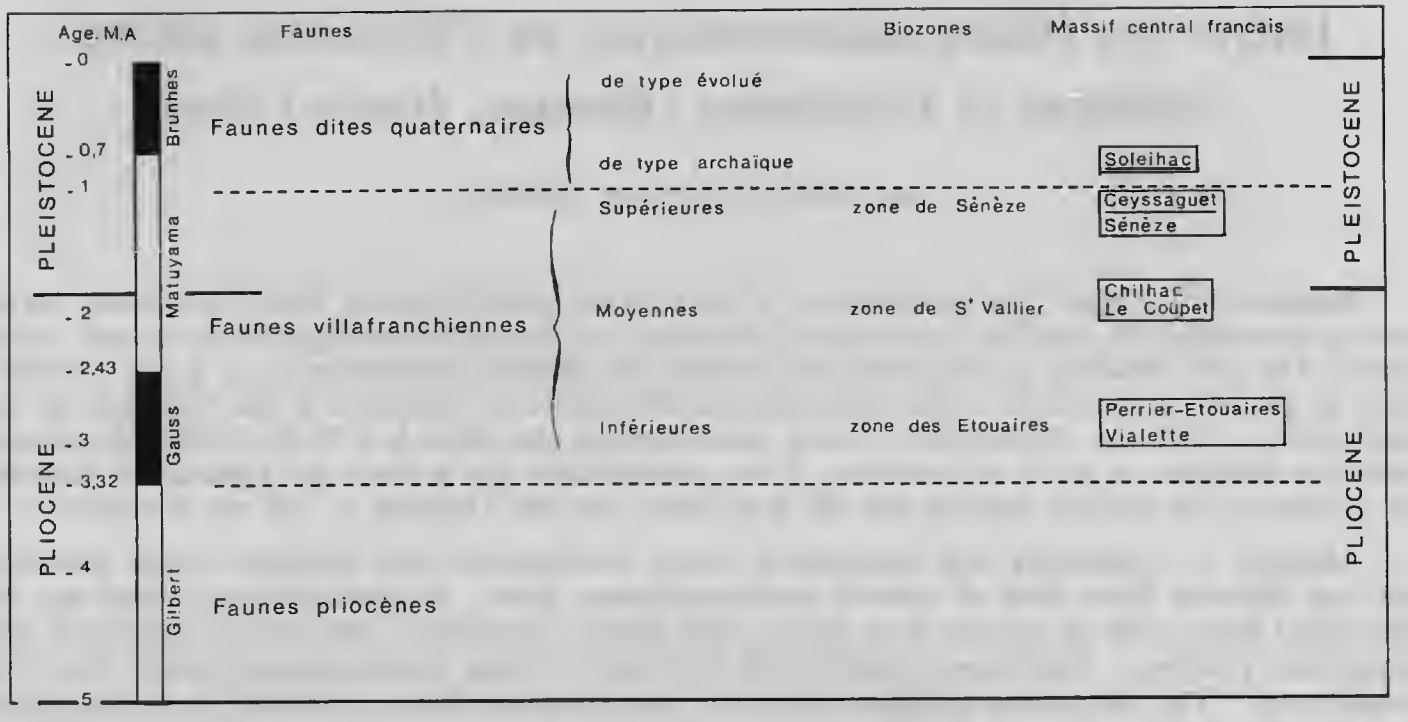
Mots-clés. — Pléistocène, taphonomie, France, Massif Central.

M.-F. Bonifay, *Laboratoire de Géologie du Quaternaire, CNRS, case 907, Luminy, 13288 Marseille cedex 9, France.*

Dans le domaine continental, les études taphonomiques sur les grands Mammifères revêtent un aspect particulièrement intéressant et ont pris un grand essor ces dernières années, principalement en Afrique. Les données de base ont été rassemblées par A. K. Berensmeyer and Hill (1980), avec des approches diverses : depuis l'écologie moderne utilisée comme modèle pour le passé (méthodes de chasse des prédateurs africains, par exemple), en passant par des études de taphonomie contemporaine (que deviennent les ossements des animaux morts : problèmes de dissociation et d'enfouissement), pour aboutir à des reconstitutions paléoécologiques d'âges géologiques divers. S'il est possible d'admettre certains modèles actuels, il est souvent difficile pour l'instant d'expliquer avec rigueur la formation des sites paléontologiques plio-quaternaires, surtout si les fouilles sont anciennes et n'ont pas été conduites avec précision. C'est la raison pour laquelle j'ai choisi deux exemples basés sur des fouilles actuelles.

On connaît assez bien la biostratigraphie générale des faunes villafranchiennes et quaternaires, et les travaux effectués récemment dans le Velay ont permis de confirmer la discontinuité des faunes villafranchiennes (M. F. Bonifay, 1982) ; c'est la raison pour laquelle

TABLEAU I. — Biostratigraphie des faunes villafranchiennes du Massif Central.
Biostratigraphy from Central Massif villafranchian faunas.



les faunes sont groupées dans des encadrés entre lesquels apparaissent des lacunes parfois de longue durée : entre 2,4 et 2 M.A. — entre 1,8 et 1,5 M.A. — entre 1,2 (Ceyssaguet) et 0,95 M.A. (Soleilhac) — et la plus longue entre 0,95 et 0,1 M.A. (tabl. I).

Les études présentées ici sont faites sur deux types de faunes d'âge différent : faune villafranchienne terminale (Ceyssaguet, âge : 1,2 M.A.) et faune quaternaire de type archaïque (Soleilhac, âge : 0,95 M.A.). L'étude paléontologique de cette période est particulièrement importante car elle correspond au seuil au-delà duquel les faunes villafranchiennes n'ont pas survécu et à la première invasion des espèces quaternaires en Europe de l'Ouest. Il ne faut pas non plus oublier qu'il s'agit d'une époque où les gisements préhistoriques les plus anciens d'Europe passent de douteux à certains (Soleilhac).

I — SOLEILHAC (HAUTE-LOIRE) : MISE EN ÉVIDENCE D'UN SITE PALÉONTOLOGIQUE D'ORIGINE NATURELLE ET TAPHONOMIE DU SITE PRÉHISTORIQUE

1. Le gisement préhistorique de Soleilhac-Centre

Il est issu d'une disposition paléogéographique particulière. A la suite d'explosions phréatomagmatiques, il y a formation d'un lac dont l'histoire géologique a été reconstituée par E. BONIFAY (1983). Le lac se divise en deux parties : l'une confinée, bordée de roseaux, l'autre plus ouverte, profonde, limitée par une avancée en forme de presqu'île sur laquelle

les hommes préhistoriques ont construit une structure en blocs basaltiques (fig. 1). Halte de chasse plutôt qu'habitat, le gisement préhistorique de Soleilhac-Centre a livré, avec un outillage lithique du très ancien Paléolithique, des fossiles appartenant à plusieurs espèces : *Palaeoloxodon antiquus***, *Hippopotamus amphibius, Bison schoetensacki, Praemegaceros solilhacus*, cf. *Cervus elaphoides***, *Capreolus süssenbornensis, Dicerorhinus etruscus, Equus* sp., *Vulpes* sp., *Canis etruscus.*

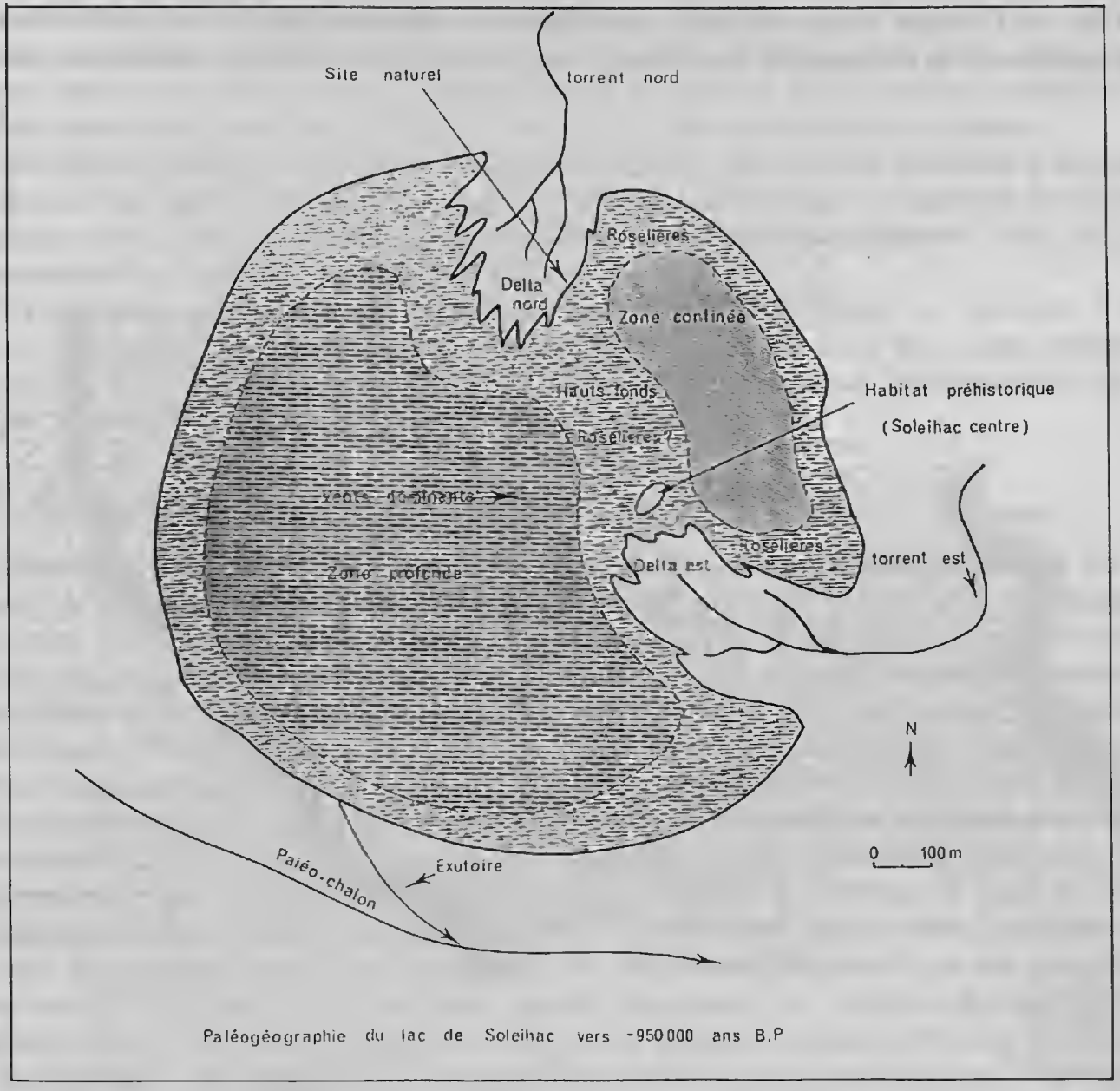


Fig. 1. — Le lac de Soleilhac. Reconstitution paléogéographique (d'après E. Bonifay, 1983).
Soleilhac-lake. Paleogeographic reconstitution (E. Bonifay, 1983).

Pour des raisons géochimiques vraisemblablement, la conservation des os et des dents de petite taille est inexistante.

Grâce à la précision des fouilles actuelles, on peut dresser le tableau de répartition de la figure 2 qui nécessite quelques explications. Après étude, les ossements déterminables ont

été classés en dents (d'Éléphant d'une part et de Cerf d'autre part), vertèbres (Cerf), os longs de Cervidés, fragments de bois de Cerf et, enfin, les autres os. Pour effectuer une analyse de leur répartition, ils sont replacés dans les carrés dont ils proviennent en vérifiant s'ils font bien partie du niveau archéologique et non du niveau de sables roux inférieurs. Le niveau archéologique est suffisamment mince pour qu'il ne soit pas nécessaire de tenir compte de la troisième coordonnée (Z) relative à la profondeur. La répartition des fossiles avec leur détermination ainsi que celle des esquilles amène quelques remarques.

Plus on s'éloigne de la structure, dont l'axe est représenté par le trait noir interrompu sur le schéma, plus les esquilles sont rares ; les carrés les plus riches en fossiles se situent au

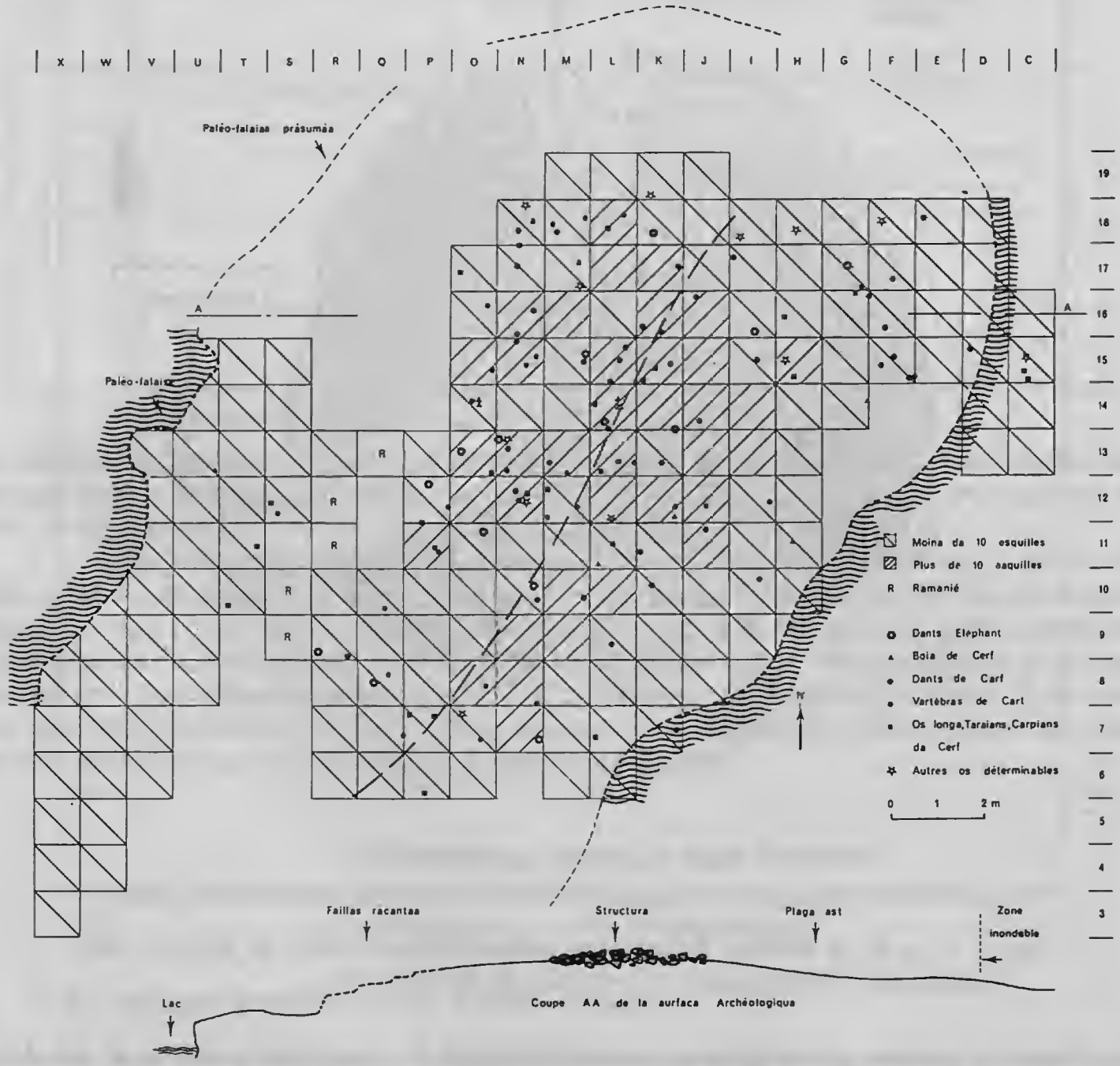


FIG. 2. — Répartition des fossiles dans le gisement préhistorique de Soleilhac-Centre. La courbe en tirets longs représente l'axe de la structure

Fossils distribution in Soleilhac-Center, prehistoric site. The curve in long pecked-line represents the crown of the structure

nord de la structure ; ce sont eux qui comportent une majorité de dents (Éléphant et Cerf), d'os longs, ainsi que plus de dix esquilles. Les carrés les plus pauvres en esquilles se situent à la périphérie ouest de la structure (rangées U, V, W et X). Les os déterminables sont plutôt dans la partie nord et dans les rangées 18 à 11, localisés dans les rangées J à O. Les carrés les plus riches en esquilles sont aussi les plus riches en os, s'ils sont situés *dans* la structure. Par contre, du côté nord-est, les os déterminables ne sont pas accompagnés de multiples esquilles : on peut se demander si le fractionnement des fossiles n'est pas dû à l'action des blocs roulant les uns sur les autres.

Une répartition de même type faite avec les outils préhistoriques et les éclats met en évidence une concentration dans les rangées 14-15 du côté est de la structure (carrés H, I) et du côté ouest de la structure (carrés N, O, P et V, W) en bordure de falaise.

Les deux répartitions (industrie lithique et fossiles) *ne sont pas similaires* ; les fossiles sont *dans* et *aux abords nord* de la structure mais pas sur la plage, ni au bord de la falaise. Les outils et les éclats se situent *à la périphérie* de la structure plutôt en bord de plage, accessoirement en bordure de falaise.

Il s'agit d'une répartition qui n'a rien de naturel ; l'intermédiaire, ici l'homme, a utilisé les gros ossements pour compléter la structure en pierre. Il a taillé les outils, protégé des vents par le mur en basalte, et abandonné les restes d'animaux en décomposition du côté nord de la structure, là où il n'allait pratiquement pas.

2. Le site naturel du maar de Soleilhac

Si le site préhistorique de Soleilhac-Centre est situé sur une presqu'île limitée par deux deltas, il n'en a pas été de même des anciens ramassages qui proviennent principalement d'une zone située plus au nord, derrière la ferme actuelle de Soleilhac, proche de la zone confinée (fig. 1). Les collections qui en proviennent ont été déposées au Musée Crozatier du Puy-en-Velay et quelques éléments sont au Muséum national d'Histoire naturelle (Institut de Paléontologie) à Paris. Il est vraisemblable, étant donné les localisations indiquées sur les fossiles, qu'ils correspondent à un bas niveau du lac, niveau très voisin de celui qui correspond à l'habitat préhistorique de Soleilhac-Centre. Même si les deux taphocœnoses ne sont pas strictement contemporaines, elles ne sont pas foncièrement différentes dans leur composition générale ; leur dépôt, lié à la vie du lac, est proche dans le temps. Il apparaît très vite à l'étude que la distribution des éléments fossiles est différente. Sur le plan spécifique, ce ne sont pas les mêmes espèces qui dominent, sur le plan ostéologique, ce ne sont pas les mêmes os qui l'emportent. Il m'a donc semblé intéressant de comparer la répartition des ossements dans le site préhistorique et celle du site supposé naturel. Dans les deux cas, ce sont les Cervidés, quantitativement comparables, qui sont les plus abondants : 114 restes à Soleilhac-ferme et 112 à Soleilhac-Centre. On peut remarquer un grand nombre de dents dissociées et un petit nombre de phalanges dans le site préhistorique, au contraire, des mâchoires presque complètes et beaucoup de phalanges dans le site d'origine naturelle (fig. 3), ce qui se rapproche des proportions normales trouvées sur le vivant.

A cette différence *quantitative*, il faut ajouter une différence *qualitative* : la majorité des ossements conservés au Musée Crozatier appartiennent à des espèces de grande taille, représentées par des individus adultes le plus souvent âgés, dont les restes ont souvent été trouvés en connexion anatomique, ce qui laisse à penser que les animaux mourraient

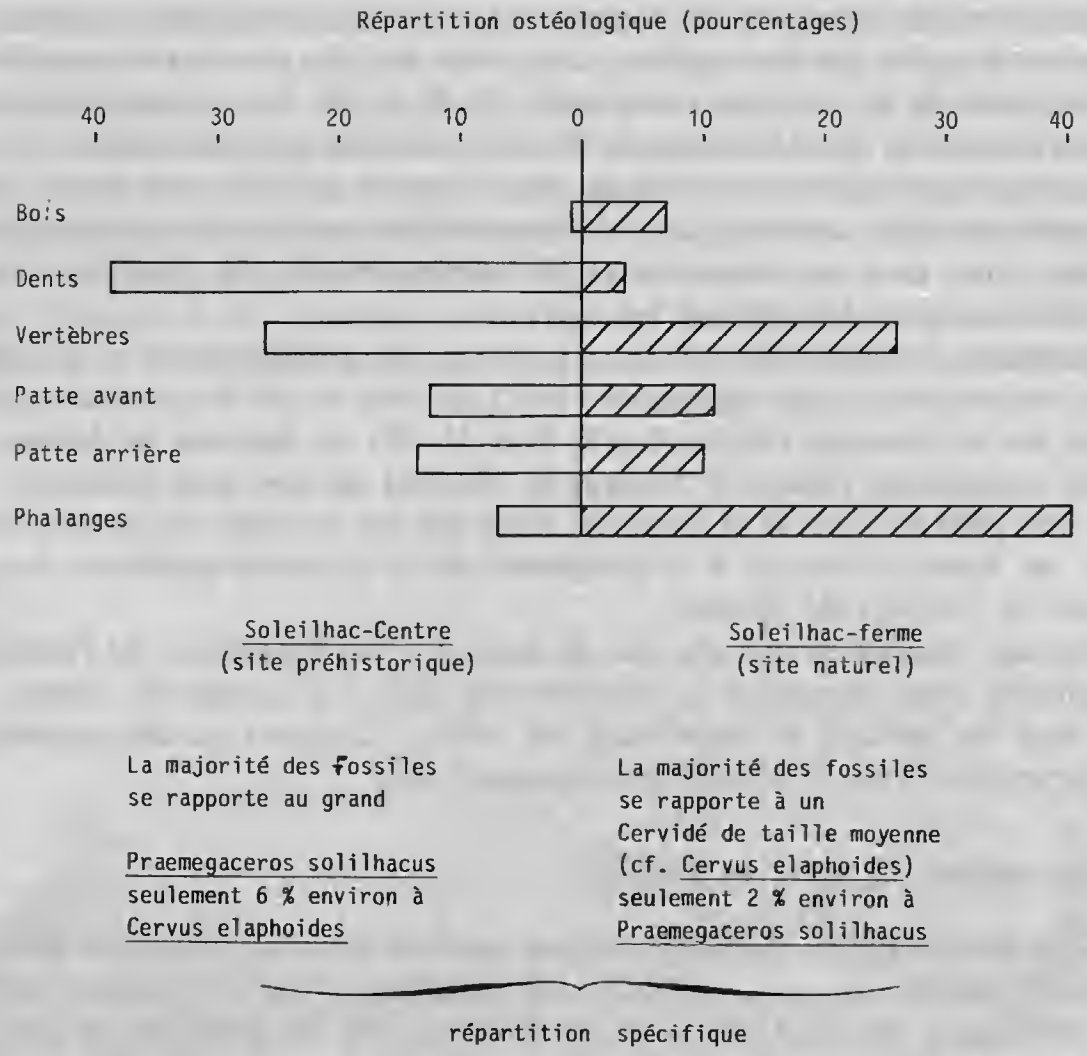


FIG. 3. — Comparaison taphonomique et spécifique des Cervidés des gisements de Soleilhac-Centre et de Soleilhac-Ferme.

Taphonomic and specific comparison between Soleilhac-Center and Soleilhac-farm.

embourbés. Par contre, dans les fouilles de Soleilhac-Centre, si l'on excepte les os d'Éléphant antique, utilisés comme matériel de construction, les fossiles correspondent à des animaux jeunes de taille moyenne, choisis par l'homme préhistorique car plus faciles à chasser.

Ces deux exemples, mis côte à côte, mettent en évidence les différences entre une faune triée, voire utilisée par l'homme, et une faune déposée sans intermédiaire dont la composition se rapproche de celle de l'animal vivant.

II — CEYSSAGUET (HAUTE-LOIRE) : MISE EN ÉVIDENCE D'UN PROFIL DE PRÉDATION

Connu depuis la fin du siècle dernier, le gisement de Ceyssaguet n'avait jamais fait l'objet de fouilles systématiques ; des campagnes de prospection ont mis au jour des zones

de concentration fossilifères qui ont permis l'implantation du chantier dès 1982. Le site fossilifère est situé sur la pente externe d'un volcan dont la structure est partiellement effacée et les ossements sont conservés dans un sédiment lœssique très dégradé.

La faune de grands Mammifères est très riche ; elle est dominée par *Equus stenonis**** et *Dicerorhinus etruscus*** ; ils sont accompagnés par *Ursus etruscus, Canis etruscus*, des restes de Machairodontes, *Felis* sp., *Felis lynx, Crocuta* sp., *Cervus* sp., *Euctenoceros ctenoides, Praemegaceros* sp., *Sus* sp. et des grands Bovidés.

Cet ensemble se place antérieurement à celui de Soleilhac et se rapproche des faunes villafranchiennes supérieures de la même région — Sainzelles et Peyrolles — dont l'âge est situé entre 1,4 et 1,0 M.A., sans pourtant se confondre avec. La dominance des Périssodactyles lui confère un caractère propre, vraisemblablement lié à un climat froid, des vents forts et à une végétation steppique. L'âge probable du site est de 1,2 M.A. Il faut signaler de très rares objets en basalte ou en quartz qui pourraient être taillés par l'homme mais qui n'apportent cependant pas, à eux seuls, la certitude de la présence humaine. On peut déjà distinguer trois types de dépôts fossilifères (= 3 zones taphonomiques) dans la partie supérieure du lœss :

— une zone de pente où les os sont très abondants mais incomplets et brisés et sans relation anatomique ;

— une zone horizontale où les ossements disposés à plat présentent des connexions anatomiques très bien conservées ;

— enfin, des amas d'ossements sans relation anatomique ni spécifique (M. F. Bonifay, E. Bonifay et J. F. Malaterre, 1984).

La majorité des ossements provient de la zone de pente où l'on peut remarquer une plus grande fréquence des bois de chute mais la surface fouillée à ce jour ne permet pas de proposer une étude complète de cette zone taphonomique ; par contre, les fouilles de 1983 et de 1984 ont permis d'analyser plusieurs amas d'ossements trouvés dans des trous naturels creusés dans le lœss par un petit ruisseau temporaire qui sortait des flancs du volcan. Nous présentons ici les résultats de l'étude des deux premiers amas d'ossements.

1. Composition spécifique des amas d'ossements

Le premier amas (amas A) couvre une surface de 1 m^2 environ et une profondeur de 0,35 m. Cet amas a été parfaitement délimité par la fouille des carrés voisins qui sont stériles. La projection des fossiles sur un plan vertical selon l'axe Nord-Sud (axe des X), dans le sens de la pente du volcan, permet d'établir un histogramme de fréquence en fonction de la profondeur. Il montre une concentration particulièrement importante entre — 3,50 et 3,60 m, c'est-à-dire sur 10 cm, avec une diminution progressive de la densité des ossements vers la base (fig. 4a). D'ores et déjà, on peut dire que cet amas a fourni un crâne de jeune Hyène avec les dents de lait, des os de Rhinocéros et des métapodes de Cheval en nombre ; la composition spécifique globale comprend 45 % de restes de Chevaux, 37 % de restes de Cervidés et environ 10 % de Rhinocéros (tabl. II).

L'amas B, situé en amont du précédent, se situe dans les carrés C 13 et D 13 ; il couvre aussi une surface de 1 m^2, avec une concentration particulière dans une bande de 0,50 cm.

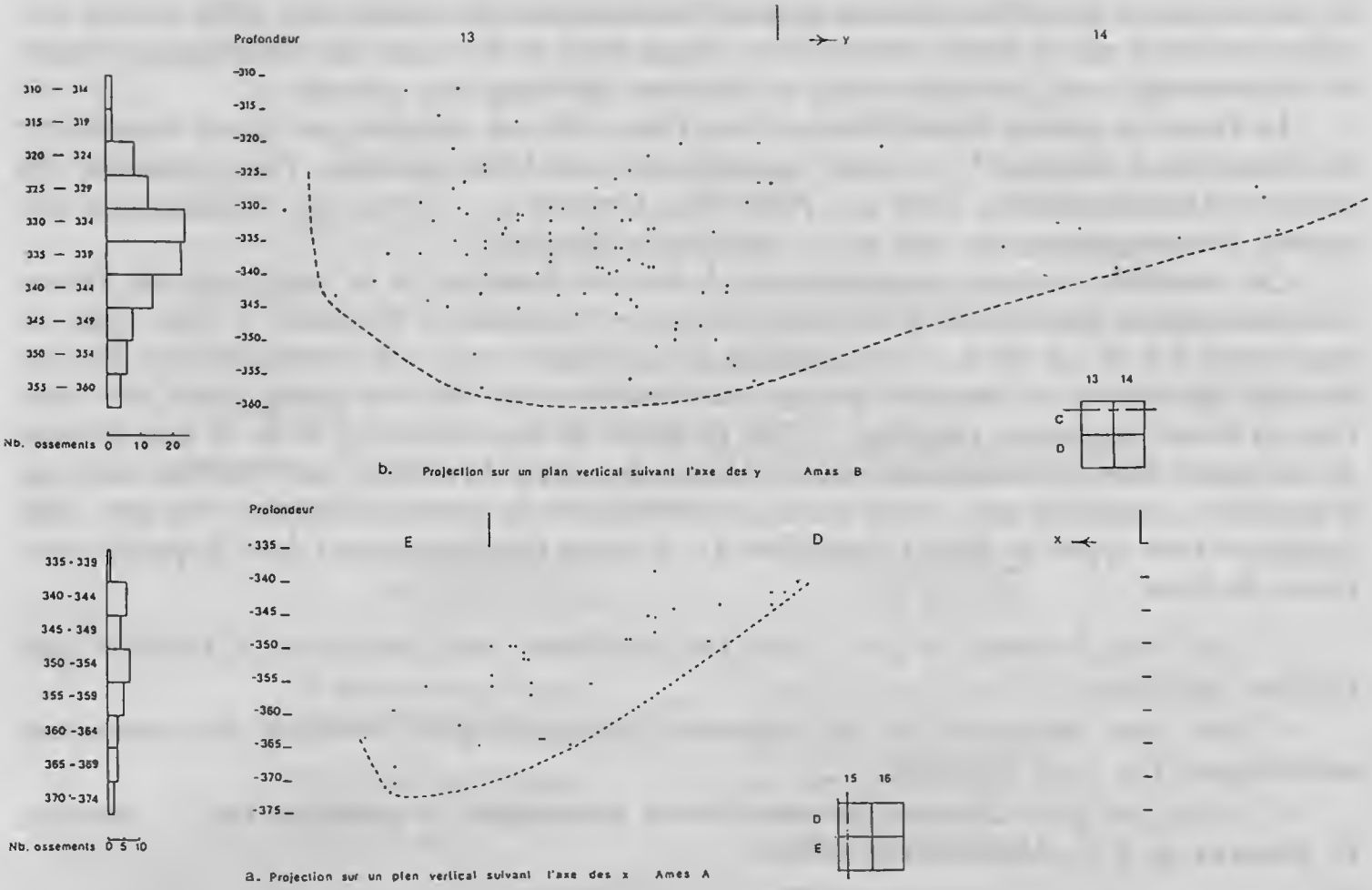


FIG. 4. — Ceyssaguet. Répartition des fossiles en fonction de la profondeur : amas A, suivant l'axe Nord-Sud (axe des X) ; amas B, suivant l'axe Est-Ouest (axe des Y).

Ceyssaguet. Fossils distribution in term of depth : accumulation A : cross-section N-S : X — axis ; accumulation B : cross-section E-W : Y — axis.

L'histogramme de fréquence, joint à la projection sur plan vertical transversal à la pente du volcan, selon l'axe des Y (fig. 4b) met en évidence un maximum de densité des fossiles entre — 3,30 et 3,40 m ; il semble que la partie haute de l'amas fossilifère ait disparue, détruite par l'érosion de surface, ce qui se traduit par un niveau scoriacé rouge bien visible à la fouille.

La composition spécifique globale (tabl. II) rappelle incontestablement celle de l'amas A, avec un peu plus de 50 % de Chevaux, 30 % de Cervidés et 8 % environ de restes de Rhinocéros ; dans les deux cas, on peut noter un pourcentage équivalent de jeunes individus.

2. Composition taphonomique

La figure 5 est extraite du travail de BERENSMEYER et DECHANT-BOAZ (1980) sur les faunes actuelles d'Afrique. Les auteurs donnent la fréquence des différents os d'un squelette complet et la compare à ce qu'elles retrouvent dans un nid d'Hyène actuel. Il ressort de

TABLEAU II. — Composition spécifique des amas A et B de Ceyssaguet.

Specific distribution in A and B accumulations. Ceyssaguet.

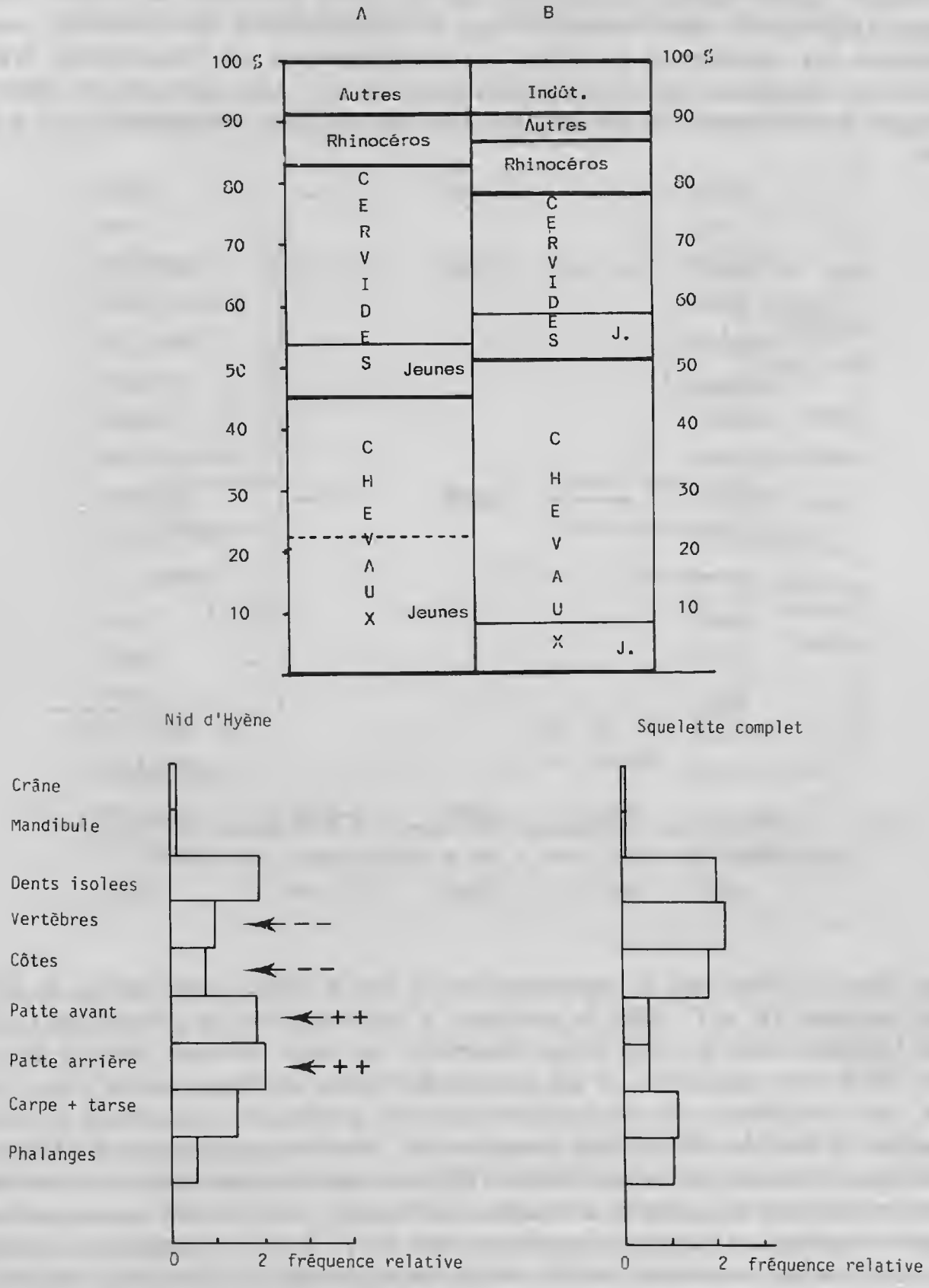


FIG. 5. — Comparaisons taphonomiques entre un squelette complet et les restes dénombrés dans un nid d'Hyène actuel (d'après BEHRENSMEYER et DECHANT-BOAZ, 1980).

Taphonomic comparisons between whole squelet on and counted bones in a Hyaena den (BEHRENSMEYER and DECHANT-BOAZ, 1980).

cette comparaison que dans le nid d'Hyène, les os des pattes dominent, alors que vertèbres, côtes et phalanges sont sous-représentées. En effectuant le même travail de décomposition taphonomique, toutes espèces confondues, sur les restes provenant des amas A et B de Ceyssaguet (fig. 6), on peut constater une sur-représentation des membres, une sous-représentation des vertèbres et des côtes. Le parallélisme de ces observations m'amène à interpréter ces répartitions comme des *profils de prédation* : autrement dit, les amas ne sont pas d'origine naturelle mais ils ont été constitués par un agent intermédiaire qui a effectué un choix.

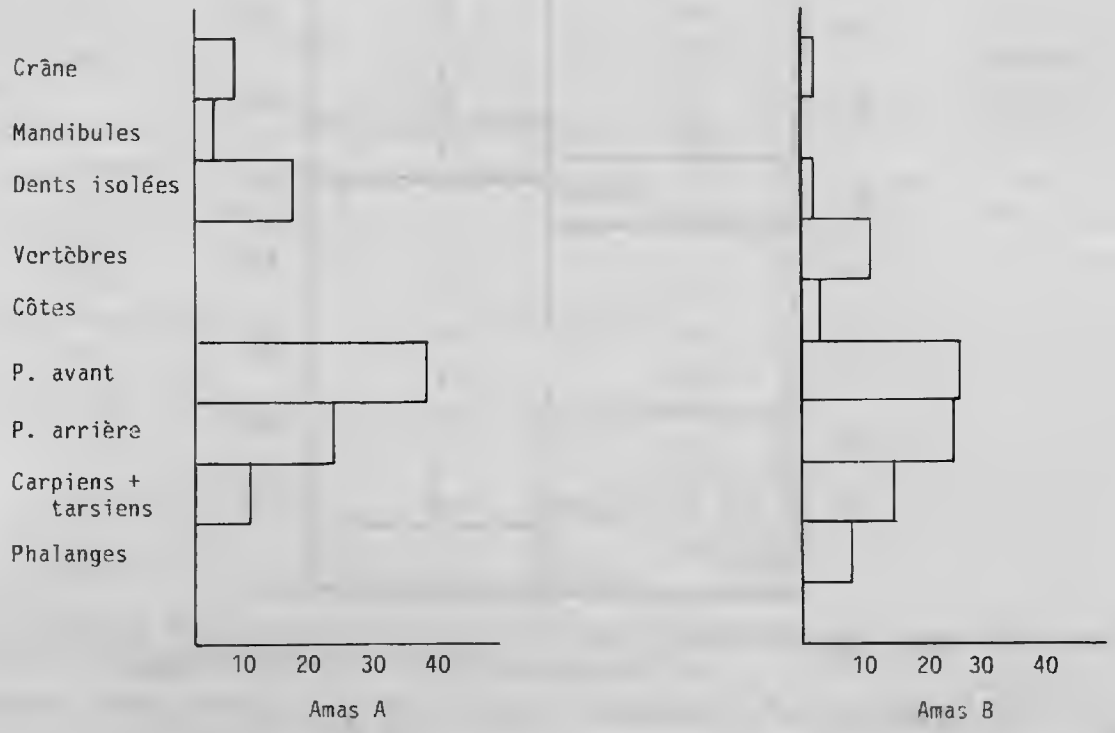


Fig. 6. — Composition taphonomique des amas A et B du gisement de Ceyssaguet.
Taphonomic distribution from A and B accumulations ; Ceyssaguet.

Pour aller plus loin dans la compréhension du site et vérifier cette notion de choix, j'ai dressé les tableaux III et IV afin de comparer la représentation du groupe des Cervidés et celle des Chevaux dans les deux amas concernés. Les deux tableaux mettent en évidence l'absence des mêmes ossements, ce qui est bien le résultat de l'intervention d'un prédateur. En effet, dans un contexte de site d'origine naturelle, le manque systématique de certains os est illogique : c'est le cas ici des premières et deuxièmes phalanges de Chevaux qui n'entraîne pas l'absence des sabots. Enfin, je pense que le manque de certains ossements s'explique en fonction du poids et du volume de l'animal : les Cervidés sont représentés par des pattes complètes, ceintures comprises ; chez les Chevaux, omoplate et bassin sont absents, ce qui allège la patte et peut la rendre transportable. Ces remarques me poussent à considérer l'Homme comme agent prédateur et me paraissent apporter plus de preuves de sa présence que des éléments lithiques considérés pour l'instant comme litigieux.

TABLEAU III. — Comparaison qualitative des restes de Cervidés des amas A et B de Ceyssaguet.
Cervids qualitative comparisons in A and B accumulations. Ceyssaguet.

Amas A				Amas B
Crâne	←	Absent	→	Crâne
Bois				Bois
Mandibule	←	Absent	→	Mandibule
Dents isolées				Dents isolées
P. avant				P. avant
Omoplate				Omoplate
Humérus				Humérus
Radio-cubitus				Radio-cubitus
Carpiens	←	Absent	→	Carpiens
Métacarpiens				Métacarpiens
P. arrière				P. arrière
Bassin				Bassin
Fémur				Fémur
Tibia				Tibia
Tarsiens				Tarsiens
Métatarsiens				Métatarsiens
Phalanges	←	Absent	→	Phalanges
Vertèbres				Vertèbres
Côtes	←	Absent	→	Côtes

CONCLUSIONS

J'ai voulu proposer dans ce travail, trois types d'études différentes. Si la méthodologie est la même — observer les connexions et les dissociations du squelette, compter les ossements et les grouper en catégories, comparer les données obtenues sur les fossiles avec celles recueillies sur les animaux actuels — l'interprétation taphonomique est variée, souvent liée à la précision du travail de fouilles. Je pense que les études taphonomiques sur les gisements pléistocènes seront, dans les années à venir, les compléments nécessaires aux études paléontologiques, et qu'elles deviendront indispensables pour certains sites du Paléolithique ancien

TABLEAU IV. — Comparaison qualitative des restes de Chevaux des amas A et B de Ceyssaguet.
Equids qualitative comparisons in A and B accumulations. Ceyssaguet.

Amas A				Amas B
Crâne				Crâne
Mandibule	←	Absent	→	Mandibule
Dents isolées	←	Absent	→	Dents isolées
P. avant				P. avant
Omoplate	←	Absent	→	Omoplate
Humérus				Humérus
Radio-cubitus				Radio-cubitus
Carpiens				Carpiens
Métacarpiens				Métacarpiens
P. arrière				P. arrière
Bassin	←	Absent	→	Bassin
Fémur				Fémur
Tibia				Tibia
Tarsiens				Tarsiens
Métatarsiens				Métatarsiens
Phalanges (1 et 2)	←	Absent	→	(1 et 2) Phalanges
Sabot				Sabot
Vertèbres				Vertèbres
Côtes	←	Absent	→	Côtes

dont l'industrie lithique est contestée. Enfin, l'intérêt de disposer de modèles qui puissent être utilisés comme terme de comparaison entre divers niveaux à des périodes différentes me paraît évident.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BADGLEY, C., 1982. — Community reconstruction of a siwalik mammalian assemblage. Yale University Ph. D : 364 p. University microfilm international, London, 1983.

BEHRENSMEYER, A. K., and A. P. HILL, eds., 1980. — Fossils in the making. Vertebrate Taphonomy and Paleoecology. The University of Chicago Press, Chicago, USA : 338 p.

BEHRENSMEYER, A. K., and D. E. DECHANT-BOAZ, 1980. — The recent bones of Amboseli Park, Kenya, in relation to Earth African Paleoecology. *In* : Fossils in the making. BEHRENSMEYER and HILL eds. Chicago, USA. The University of Chicago Press : 72-93.

BONIFAY, M. F., 1982. — Paléoclimatologie et lacunes biostratigraphiques : 3 exemples européens d'âge plio-pléistocène. *9e Réun. a. Sci. Terre*, Paris, Soc. géol. Fr. : 68.

BONIFAY, E., et M. F. BONIFAY, 1983. — Le Paléolithique ancien en Velay et en Auvergne : civilisations préhistoriques et milieu naturel. *In* : Les inédits de la Préhistoire auvergnate. Éd. Musée Bargoin, Clermont-Ferrand : 90-104.

BONIFAY, M. F., E. BONIFAY et J. F. MALATERRE, 1984. — Le site pléistocène inférieur de Ceyssaguet (Haute-Loire). Résultats préliminaires. *10e Réun. a. Sci. Terre*, Bordeaux, Soc. géol. Fr. : 73.

BRAIN, C. K. W., 1981. — The hunters or the hunted ? An introduction to African cave taphonomy. Chicago, USA. The University of Chicago Press : 365 p.

BIBL.DU
MUSEUM
PARIS

Recommandations aux auteurs

Les articles doivent être adressés directement au Sécrétariat du *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, 57, rue Cuvier, 75005 Paris. Ils seront accompagnés : de la traduction du titre en anglais, d'un résumé en français et en anglais, de l'adresse du Laboratoire dans lequel le travail a été effectué (en note infrapaginale sur la première page).

Le *texte* doit être dactylographié à double interligne, avec une marge suffisante, recto seulement. Pas de mots en majuscules, pas de soulignages (à l'exception des noms de genres et d'espèces soulignés d'un trait). Il convient de numéroter les *tableaux* et de leur donner un titre ; les tableaux importants et complexes devront être préparés de façon à pouvoir être clichés comme des figures.

La liste des *références bibliographiques*, à la fin de l'article, devra être présentée par ordre alphabétique des noms d'auteurs, chaque référence étant indiquée ainsi : auteur, initiales du (ou des) prénom, date, titre d'article ou d'ouvrage (en entier), revue abrégée selon la *World list of Scientific Periodicals*, tome (souligné), numéro (entre parenthèses), deux points, pagination et illustrations.

Les *dessins et cartes* doivent être réalisés à l'encre de chine. Les *photographies* seront le plus nettes possible et tirées sur papier brillant. Tenir compte de la justification du Bulletin : 14,5 cm × 19 cm. L'auteur devra indiquer l'emplacement des figures dans la marge de son manuscrit. Les légendes seront regroupées à la fin du texte sur un feuillet séparé.

Tirés à part : 50 tirés à part seront fournis gratuitement par article. Les auteurs peuvent éventuellement commander des tirés à part supplémentaires qui leur seront facturés directement par l'imprimeur.

MÉMOIRES DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

Collection à périodicité irrégulière. Paraît depuis 1935. A partir de 1950, les Mémoires se subdivisent en quatre séries spécialisées : A, Zoologie ; B, Botanique ; C, Sciences de la Terre ; D, Sciences physico-chimique. (Format in-4°).

Dernières parutions dans la série C

T. 41 — Gaudant (Mireille). — Recherches sur l'anatomie et la systématique des Cténothrissiformes et des Pattersonichthyiformes (Poissons Téléostéens) du Cénomanien du Liban. 1978, 124 p., 57 fig., 10 pl. h.-t.

T. 42 — Lange-Badré (Brigitte). — Les Créodontes (Mammalia) d'Europe occidentale de l'Éocène supérieur à l'Oligocène supérieur. 1979, 249 p., 32 fig., 48 gr., 30 pl. h.-t.

T. 43 — Recherches océanographiques dans l'Océan Indien. (Entretiens du Muséum, Paris, 20-22 juin 1977.) 1979, 253 p., fig., pl.

T. 44 — Gayet (Mireille). — Contribution à l'étude anatomique et systématique des Poissons Cénomaniens du Liban anciennement placés dans les Acanthoptérygiens. 1980, 151 p., fig., 29 pl.

T. 45 — Lauriat-Rage (Agnès). — Les Bivalves du Redonien (Pliocène atlantique de France). Signification stratigraphique et paléobiogéographique. 1981, 175 p., fig., 16 pl.

T. 46 — Fröhlich (François). — Les silicates dans l'environnement pélagique de l'océan Indien au Cénozoïque. 1981, 208 p., fig., pl.

T. 47 — Loreau (Jean-Paul). — Sédiments argonitiques et leur genèse. 1982, 314 p., fig., pl.

T. 48 — Lauriat-Rage (Agnès). — Les Astaridae (Bivalvia) du Redonien (Pliocène atlantique de France). Systématique, biostratigraphie, biogéographie. 1982, 118 p., fig., 16 pl.

T. 49 — Colloque sur le Turonien. (Entretiens du Muséum, Paris, 26-27 octobre 1981.) 1982, 240 p., 61 fig., 8 tabl., 4 pl.

T. 50 — Rouchy (Jean-Marie). — La genèse des évaporites messiniennes de Méditerranée. 1982, 267 p. 72 fig., 18 pl.

T. 51. — Gayet (Mireille). — *Ramallichthys* Gayet du Cénomanien inférieur marin de Ramallah (Judée). Une introduction aux relations phylogénétiques des Ostariophysi. 1986, 119 p., 53 fig.

Ouvrages disponibles au Service de vente des Publications du Muséum,
38, rue Geoffroy Saint-Hilaire, 75005 Paris

20 NOV. 1986